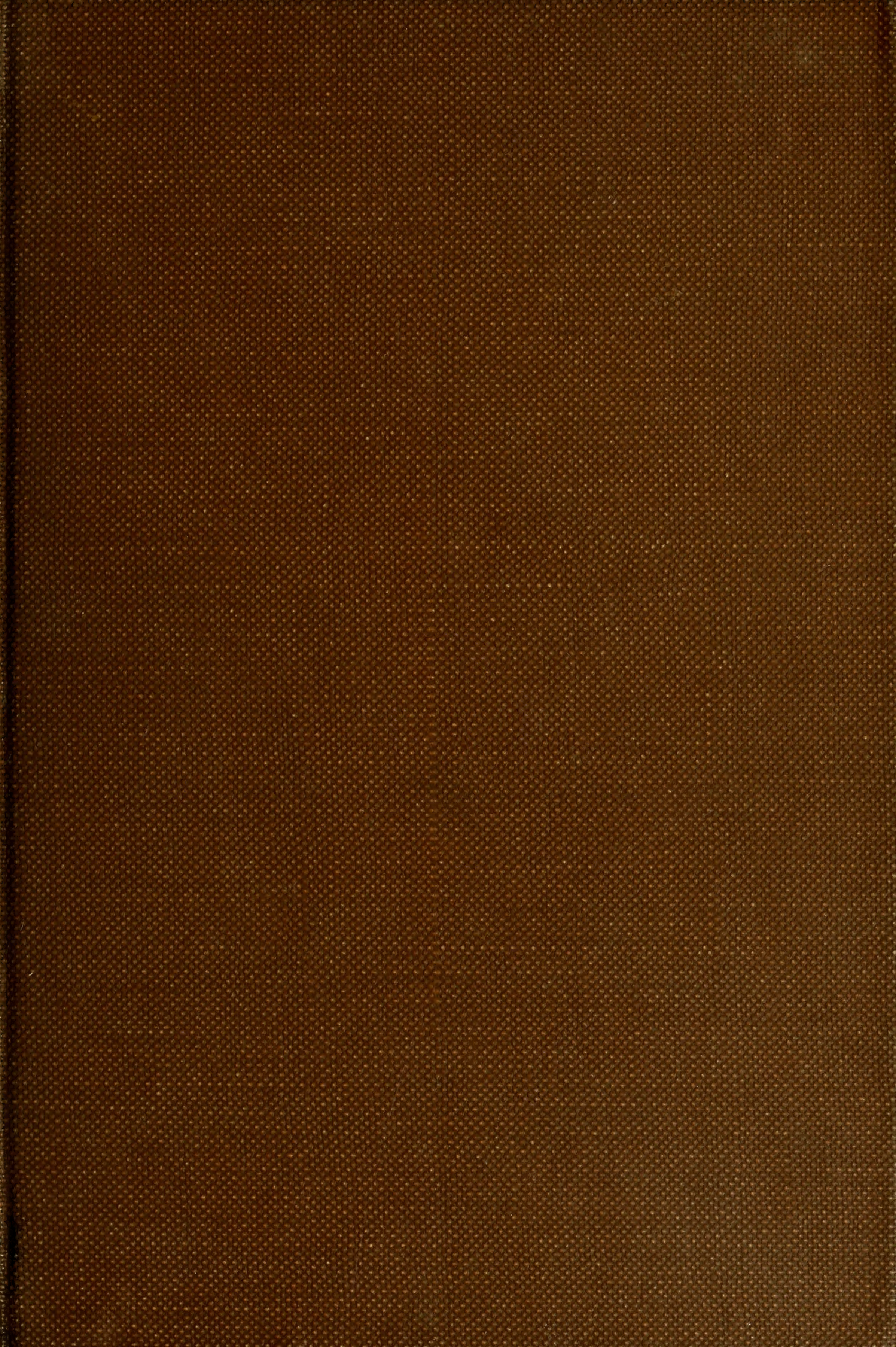
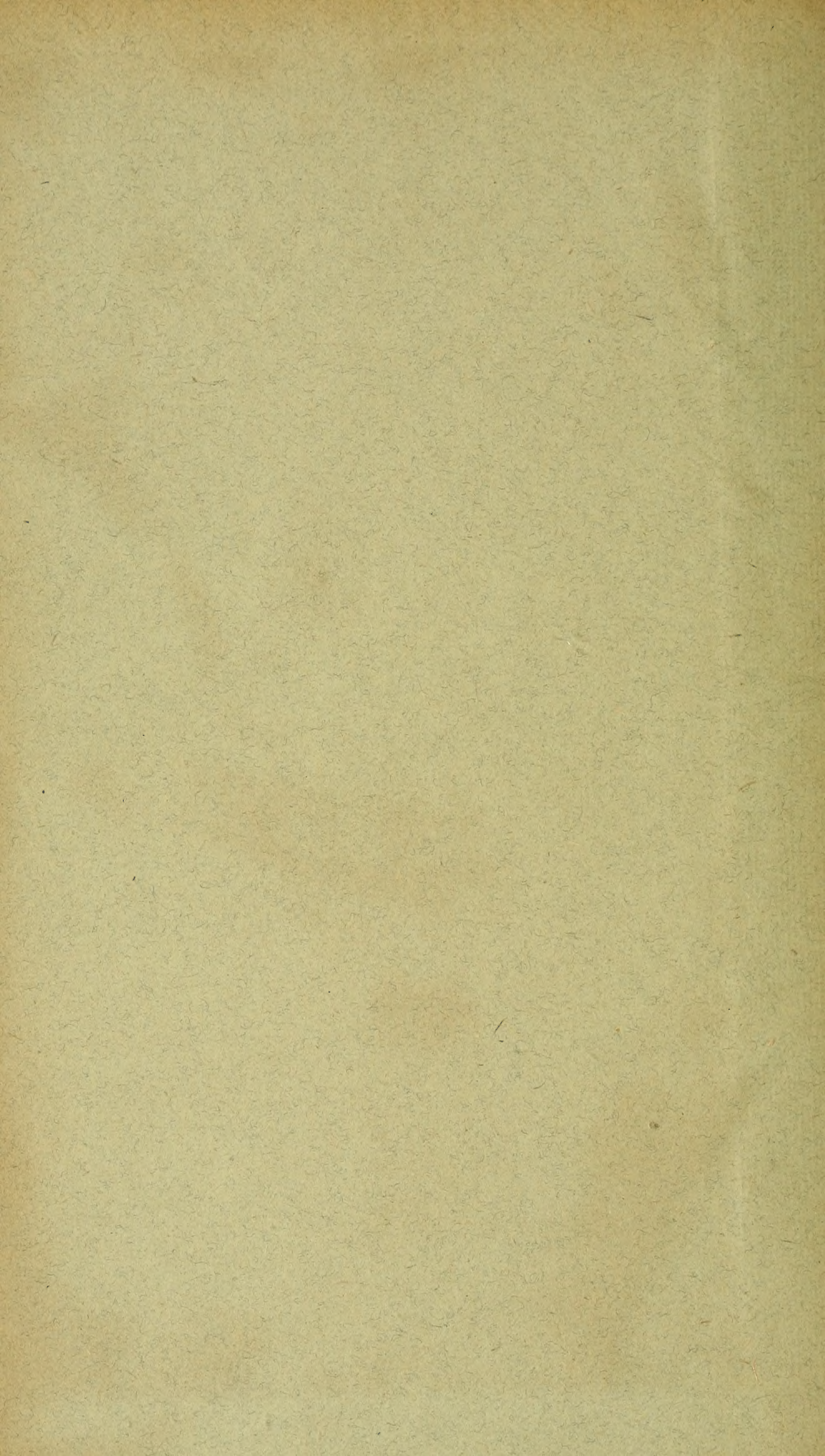
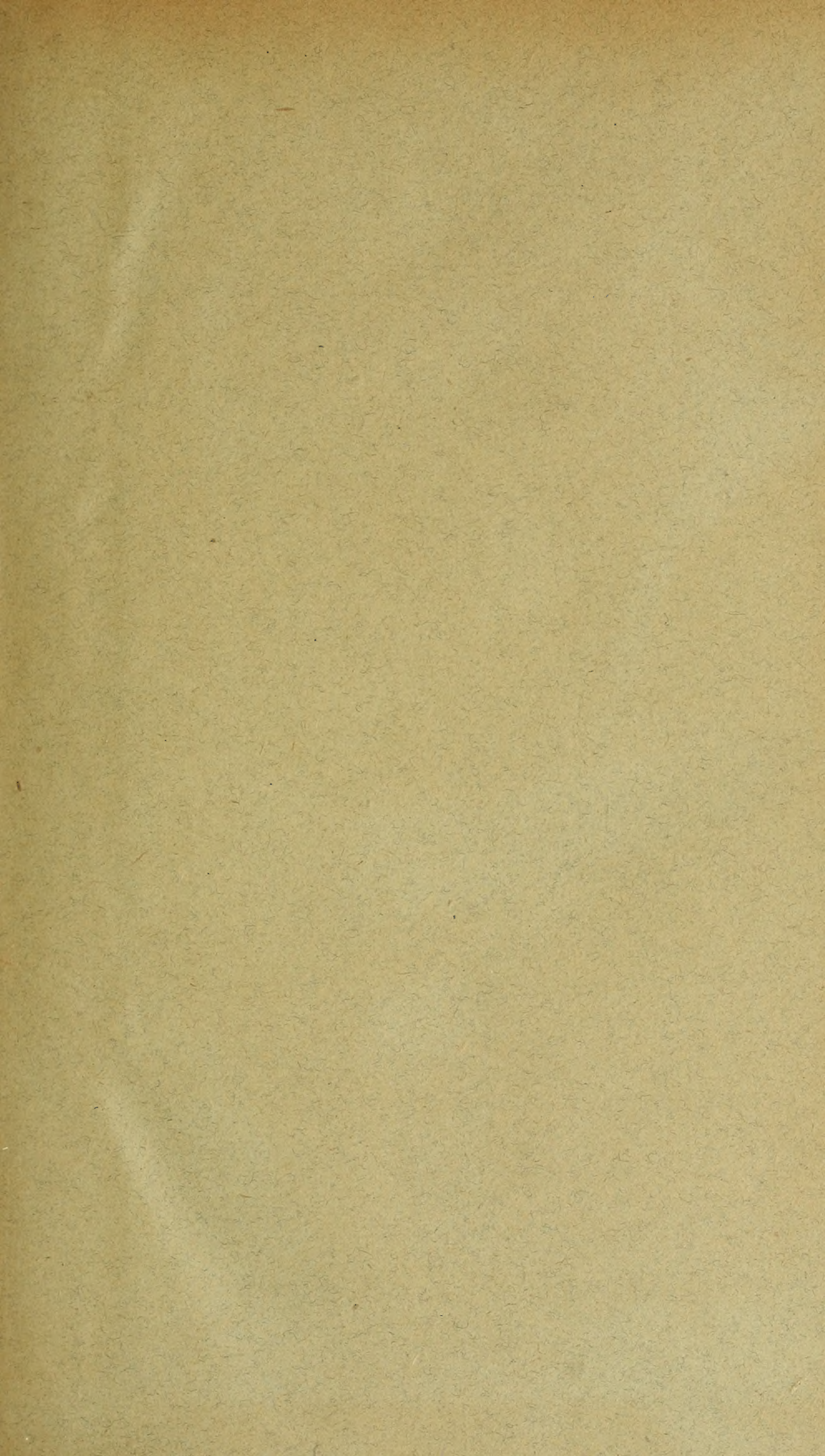
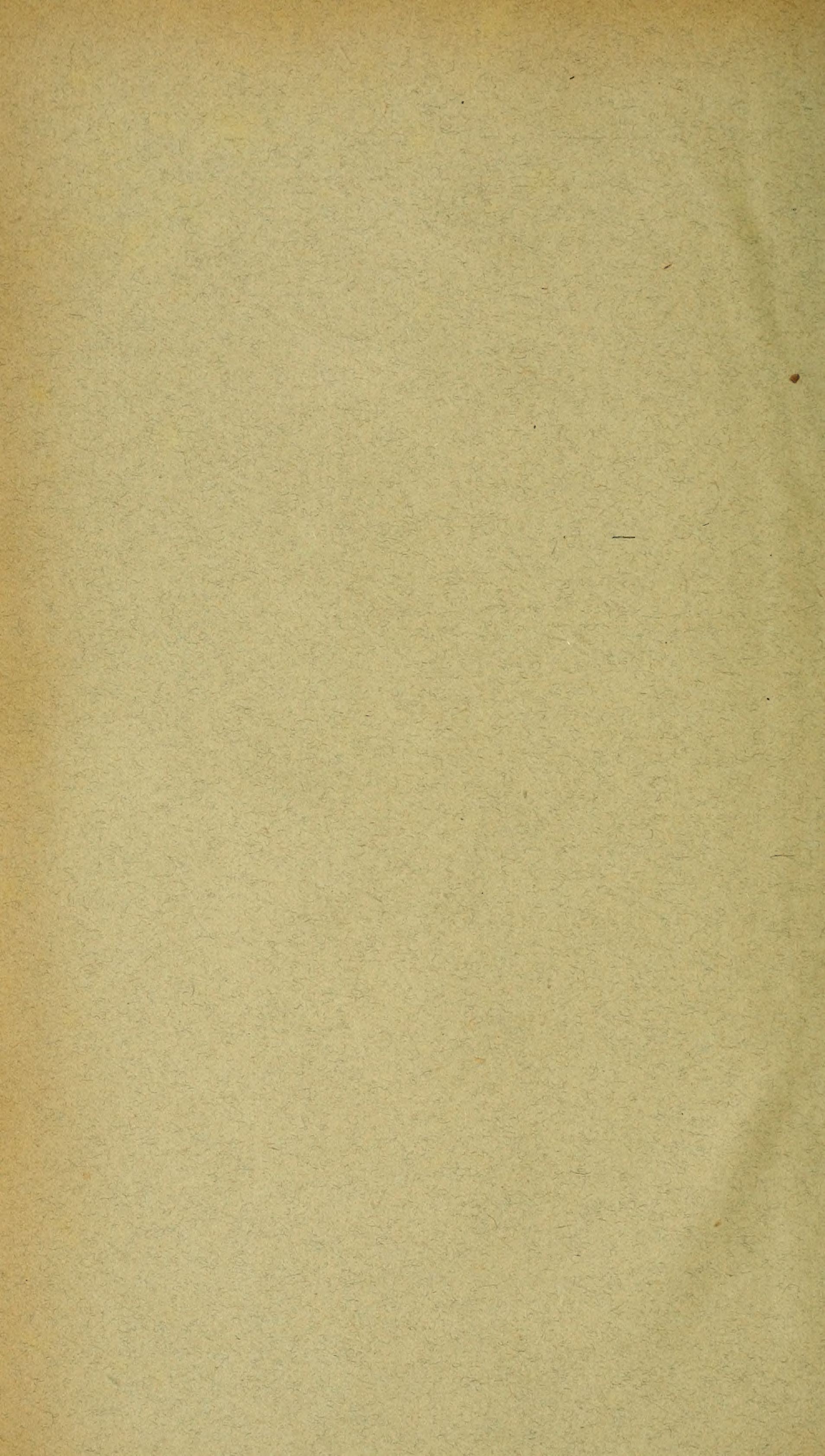








ARCHIV

für

Mikroskopische Anatomie

I. Abteilung
für vergleichende und experimentelle Histologie und Entwicklungsgeschichte

II. Abteilung
für Zeugungs- und Vererbungslehre

herausgegeben

von

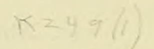
O. HERTWIG und W. WALDEYER
in Berlin

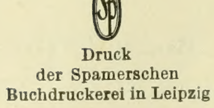
Achtundachtzigster Band



Mit 7 Tafeln und 15 Textfiguren

Bonn 1915
Verlag von Friedrich Cohen





Druck
der Spamerschen
Buchdruckerei in Leipzig

Édouard van Beneden und der gegenwärtige Stand der wichtigsten von ihm behandelten Probleme

von

Carl Rabl.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung.

Am 28. April 1910 starb Édouard van Beneden. Wenige Tage darauf erhielt ich von Herrn Kollegen Nolf, den van Beneden zu seinem Testamentsvollstrecker bestimmt hatte, ein Schreiben mit der Mitteilung, van Beneden habe in seinem Testament aus dem Jahre 1901 den Wunsch ausgesprochen, nach seinem Tode möchten Flemming und ich eine kritische Analyse seines wissenschaftlichen Lebenswerkes veröffentlichen. Die betreffende Stelle des Testamentes hat folgenden Wortlaut: „Je serais reconnaissant à mes amis Flemming et C. Rabl, s'ils voulaient bien publier ensemble une analyse critique de mon œuvre scientifique. Je désirerais que cette œuvre redigée en allemand fût publiée dans un recueil allemand à désigner par MM. Flemming et Rabl. Je désire que nos Archives de Biologie publient une traduction de la notice — Flemming — Rabl." — Ohne mich lange zu besinnen, erklärte ich mich bereit, diesem Wunsche zu entsprechen. Ich hatte seit dem Jahre 1875 die meisten und gerade die wichtigsten Arbeiten van Benedens unmittelbar nach ihrem Erscheinen gelesen; meine eigenen Arbeiten hatten sich zum Teil auf demselben oder auf verwandtem Gebiet bewegt, wie die seinen, und endlich hatte ich gerade in den achtziger Jahren, also in der Zeit der regsten wissenschaftlichen Tätigkeit van Benedens, mit diesem im lebhaftesten Briefwechsel gestanden; so glaubte ich hoffen zu dürfen, in wenigen Monaten die gewünschte „Analyse" fertigstellen zu können. Bald aber zeigte sich, daß ich mich hierin arg getäuscht hatte. Ich sah mich gezwungen, nicht bloß sämtliche Arbeiten van Benedens wieder zu lesen, sondern es stellte sich auch als notwendig heraus, den jeweiligen Stand unserer Kenntnisse zur Zeit ihres Erscheinens so genau als möglich festzustellem. Ist doch jeder ein Kind seiner Zeit und hat daher Anspruch darauf, aus dieser heraus beurteilt zu werden. Das gilt in ganz hervorragendem Maße von van Beneden.

Van Beneden verfolgte mit der größten Aufmerksamkeit die Fortschritte der biologischen Wissenschaften und fast für jede seiner wichtigeren Arbeiten läßt sich zeigen, wie sie entstand und woher die Anregung kam. Die Zeit, zu der van Beneden jung war, die 70er und 80er Jahre des vorigen Jahrhunderts, war aber auch eine der fruchtbarsten auf biologischem Gebiete. In England hatte Huxley, in Deutschland Gegenbaur begonnen, auf Grund der von Darwin neubegründeten Deszendenztheorie der vergleichend anatomischen Forschung eine neue Richtung zu geben; gegen Ende der 60er und in der ersten Hälfte der 70er Jahre hatten die Arbeiten Kowalevskys durch die Anwendung der Keimblättertheorie auf die Wirbellosen eine neue Epoche der vergleichenden Entwickelungsgeschichte eröffnet; im Jahre 1872 hatte Haeckel zuerst in seiner Monographie über die Kalkschwämme und ein Jahr darauf in seiner Gastraeatheorie die Bedeutung der neuen Ergebnisse der entwickelungsgeschichtlichen Forschungen für die Erkenntnis der verwandtschaftlichen Beziehungen der Metazoen und damit zugleich für die vergleichende Anatomie und Systematik dargetan; bald darauf kamen Ray Lankester und Huxley mit ähnlichen Ideen, die denn auch überall auf fruchtbaren Boden fielen und die Anregung zu ausgedehnten Untersuchungen gaben. Mehr oder weniger unabhängig davon waren auch auf anderen Gebieten der Biologie ungeahnte Fortschritte gemacht worden. Nachdem schon im Jahre 1861 völlig unabhängig voneinander Max Schultze und Brücke der Zellenlehre neue Ziele und Wege gewiesen hatten, war durch die Untersuchungen Fromanns, Auerbachs, Peremeschkos, Schleichers und zahlreicher anderer Forscher der Boden geebnet worden, auf dem die Arbeiten Strasburgers auf botanischem und Flemmings auf zoologischem Gebiete entstehen konnten. Das was diese Arbeiten, die bekanntlich in erster Linie die Erscheinungen der Zellteilung zum Gegenstande hatten, so ungemein wertvoll und wichtig machte, liegt nicht in den merkwürdigen Tatsachen an und für sich, die sie uns kennen gelehrt haben, sondern darin, daß diese Tatsachen den absolut sicheren Beweis dafür lieferten, daß die Zellen durchaus nicht so einfache Klümpchen eiweißartiger Substanz darstellen, als welche sie die materialistische Schule jener Zeit in ihrer roh sinnlichen Betrachtungsweise der Natur immer wieder darzustellen liebte. Fast Hand in Hand mit diesen Arbeiten über Zellteilung liefen diejenigen über Befruchtung. Hier war es in erster

Linie Oscar Hertwig, der der Forschung die Richtung gab. Wer jene Zeit mit erlebt hat und weiß, wie lange selbst so klare Köpfe wie van Beneden im Dunklen blieben und sich nicht von der Ansicht frei machen konnten, daß die Befruchtung der Hauptsache nach ein chemischer Vorgang sei, der wird die Verdienste Hertwigs nicht hoch genug anschlagen können. Es ist ja wahr, daß die von Hertwig beobachteten Tatsachen noch keine fest geschlossene Reihe bildeten, daß sie weite Lücken aufwiesen und daher immer noch manchen Zweifeln die Tür offen ließen; wie ja auch van Beneden in seinen späteren Arbeiten, in denen er die Befruchtungsvorgänge genauer als ursprünglich verfolgt hatte, mit absichtlichem Nachdruck auf die Lückenhaftigkeit der Hertwigschen Untersuchungen hinwies. Mag man aber noch so viel an jenen ersten Arbeiten Hertwigs über Befruchtung auszustellen haben, so wird man doch zugeben müssen, daß er in der Deutung der Tatsachen von allem Anfang an das Richtige getroffen hat und daß seine Untersuchungen den ersten glücklichen Schritt auf neuem Wege bedeuteten. Kein anderer aber hat seit jener Zeit die Lehre von der Befruchtung durch seine Arbeiten mehr gefördert als van Beneden. — Das war also die Zeit, in die van Benedens Hauptarbeiten fielen.

Wie erwähnt, ging van Benedens Wunsch dahin, daß Flemming und ich zusammen die „kritische Analyse“ schreiben sollten; nun war aber Flemming im Jahre 1905 gestorben und van Beneden hatte an seine Stelle keinen anderen Namen gesetzt; es war daher ganz natürlich, daß Nolf an mich die Frage richtete, ob an Flemmings Stelle nicht ein anderer Kollege treten solle, für welchen Fall er auch einen hervorragenden Schüler des Verstorbenen in Vorschlag brachte. Nach reiflicher Überlegung entschloß ich mich aber, jede Mitarbeiterschaft abzulehnen. Nicht, daß ich den von Nolf vorgeschlagenen Kollegen nicht genügend geschätzt oder für seine Aufgabe nicht für völlig geeignet gehalten hätte; im Gegenteil, an seiner wissenschaftlichen Bedeutung und Begabung hatte ich nicht den geringsten Zweifel. Aber einerseits waren er und ich in mehreren Punkten von Wichtigkeit direkt entgegengesetzter Ansicht — während nämlich ich die Ansicht van Benedens teilte, war er ihr entschiedener Gegner — und andererseits sagte ich mir, van Beneden würde wahrscheinlich den Namen des betreffenden Kollegen selbst an Stelle desjenigen Flemmings gesetzt haben, wenn er den Wunsch gehabt hätte, ihn zu seinem Kritiker zu bestimmen. Daß aber

van Beneden das Testament aus dem Jahre 1901 sehr genau im Gedächtnis behalten hatte, bewiesen mir die Gespräche, die ich mit ihm noch kurz vor seinem Tode, bei Gelegenheit der Darwin-Centennarfeier in Cambridge im Juni 1909, an der ich als Delegierter der Universität Leipzig teilnahm, hatte. Damals war mir eine seiner Äußerungen, die er mit scharfer und offenbar absichtlicher Betonung noch ein zweites Mal wiederholte, nicht verständlich. Nach dem Bekanntwerden seines Testamentes war sie mir sofort klar. Auf Grund dieser Äußerungen glaube ich bestimmt, daß van Beneden, wenn er den Wunsch gehabt hätte, an Stelle Flemmings einen anderen Kollegen treten zu lassen, dies im Testamente nachgetragen haben würde. —

An der Verzögerung der Fertigstellung der vorliegenden Arbeit trug außer dem oben erwähnten Umstand noch besonders Krankheit Schuld. Aber bei einem Forscher, wie van Beneden, kommt es nicht darauf an, ob eine kritische Analyse seiner Arbeiten einige Jahre früher oder später erscheint. Was van Beneden geleistet hat, wird stets einen Ehrenplatz in der Geschichte der biologischen Wissenschaften einnehmen. Seine wichtigsten Arbeiten haben heute noch dieselbe Bedeutung, ja sie bieten noch denselben Reiz, wie zur Zeit, als sie erschienen sind. Die Zahl der Arbeiten ist nicht übermäßig groß; Brachet hat in seinem Nekrolog im Anatomischen Anzeiger 71, in der Bibliographie anatomique 74 zusammengestellt; ich hätte noch einige Nummern hinzufügen können. Indessen haben diese Zahlen um so weniger zu bedeuten, als van Beneden manche seiner kleineren Arbeiten zwei- oder selbst dreimal publizierte; so sind seine Gregarinenarbeiten französisch und englisch erschienen und seine erste Ascidienarbeit ist mit ganz minimalen Änderungen im Zoologischen Anzeiger, in den Comptes rendus und, mit Weglassung eines Absatzes, in seiner Hauptarbeit über die Morphologie der Ascidien abgedruckt. Zieht man diese Gewohnheit van Benedens, kleinere Mitteilungen mehrmals zu publizieren, in Betracht, so schrumpfen die oben angegebenen Zahlen etwas zusammen.

Die meisten und gerade die wichtigsten Arbeiten lassen sich in wenige Gruppen ordnen: Die größte davon umfaßt die Arbeiten über Bau, Reifung und Befruchtung des Eies und über Zellteilung; sie enthält meiner Überzeugung nach die bedeutungsvollsten von allen, vor allem diejenigen, die für das Gesamtgebiet

der Biologie von Wichtigkeit sind. Kleinere Gruppen bilden die Arbeiten über die Gregarinen und Dicyemiden; sie sind aber wichtig genug, um hier berücksichtigt zu werden. Eine etwas größere Gruppe von 7—8 Arbeiten behandelt die Entwicklung und den Bau der Ascidien, und eine fünfte Gruppe, in die ich 16 Arbeiten stelle, beschäftigt sich mit der Entwicklung der Säugetiere. In diese Gruppe fallen auch die bisher veröffentlichten und von Brachet eingeleiteten, nachgelassenen Schriften. — Dazu kommen noch Berichte und Abhandlungen meist kleineren Umfanges, die sich nirgends einreihen und auch nicht in bestimmte Gruppen zusammenordnen lassen. So veröffentlichte van Beneden im Jahre 1873 einen summarischen Bericht über die Resultate seiner im Jahre 1872 auf dem Dampfer Rhône von Antwerpen aus unternommenen Reise nach Brasilien und La Plata; im Jahre 1873 (der Bericht ist erst 1875 gedruckt) beschrieb er unter dem Namen Sotalia brasiliensis eine neue Delphinart aus der Bai von Rio de Janeiro, wobei er sich in der Deutung der Carpalknochen der Auffassung Gegenbaurs und Flowers (gegen van Bambeke) anschloß; im Jahre 1874 erschien eine kleine Notiz über einen bei Antwerpen gestrandeten Zahnwal; im Jahre 1880 veröffentlichte er einen kurzen Aufsatz, in welchem er gegen Claus (bezw. K. Heider) Prioritätsansprüche hinsichtlich der Entdeckung eines doppelten Gefäßsystems bei Lernanthropus geltend machte. Im selben Jahre beschrieb er in einem Briefe an Leuckart unter dem Namen Tuberculose cestodique die Folgen der Infektion eines Kalbes mit Cysticerken nach Verfütterung einer größeren Zahl reifer Proglottiden von Taenia mediocanellata, wobei er auf gewisse Eigentümlichkeiten des Baues der Eier dieses Bandwurmes aufmerksam machte, im Jahre 1881 beschrieb er einige Stadien der Embryonalentwickelung der Tänien u. dgl. m. Über alle diese Abhandlungen soll hier nicht näher berichtet werden. Ebenso lasse ich auch die Arbeiten über die Sempersche Larve und über Arachnactis, sowie die schöne Monographie über die Anthozoen der deutschen Plankton-Expedition beiseite liegen. Sie bieten in erster Linie zoologisches und zoogeographisches Interesse. Ich werde also nur auf diejenigen Arbeiten Bezug nehmen, die zu den früher erwähnten fünf Gruppen gehören; es sind dies folgende:

I.

E. van Benedens Arbeiten über den Bau, die Reifung und die Befruchtung des Eies und über Zellteilung.

1868. E. van Beneden und E. Bessels, Mémoire sur la formation du Blastoderme chez les Amphipodes, les Lernéens et les Copépodes. (Mémoires couronnées et mémoires des savants étrangers, publ. par l'Acad. royale des Sciences de Belgique. Tome 34, 1867—1870. Bruxelles 1870.)
(Présentée à la classe des sciences le 6 juin 1868, p. 1—59. Mit 5 Tafeln.)

1868. E. van Beneden, Recherches sur la composition et la signification de l'œuf, basées sur l'étude de son mode de formation et des premiers phénomènes embryonnaires. (Mammifères, Oiseaux, Crustacées, Vers). Présenté le 1er août 1868. — Mém. cour. et mém. des savants étr., publ. par l'Acad. royale des sciences de Belgique. Tome 34, 1867—1870. Ausgegeben 1870.

1868. L. van Beneden, Le genre Dactylocotyle, son organisation et quelques remarques sur la formation de l'œuf des Trématodes. Bull. de l'Acad. r. d. sc. Belg. 2. série. 25. Tome. 1868. p. 22—37.

1869—1870. E. van Beneden, Recherches sur l'embryogénie des Crustacées. Bull. de l'Acad. royale des sciences de Belgique. 2. Serie. 28. und 29. Bd. 1869 und 1870. Diese Recherches enthalten folgende vier Arbeiten:

I. Observations sur le développement de l'Asellus aquaticus. 28. Bd. 1869. p. 54—87.

II. Développement de Mysis. 28. Bd. 1869. p. 232—249.

III. Développement de l'œuf et de l'embryon des Sacculines (Sacculina carcini Thomps.). 29. Bd. 1870. p. 99—112.

IV. Développement des genres Anchorella, Lerneopoda, Brachiella et Ilessia. 29. Bd. 1870. p. 223—254.

1874. E. van Beneden, De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire; caractère sexuel des deux feuillets primordiaux de l'embryon; hermaphrodisme morphologique de toute individualité animale; essai d'une théorie de la fécondation. Première partie. Bull. de l'Acad. r. d. sc. Belg. 2. série. Tome 37. 1874. p. 530—595.

1875. E. van Beneden, La maturation de l'œuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire des mammifères d'après des recherches faites chez le lapin. Communication préliminaire. Bull. de l'Acad. r. d. sc. Belg. 2. série. Tome 40. 1875. p. 686—736.

1876. E. van Beneden, Contributions à l'histoire de la vésicule germinative et du premier noyau embryonnaire. Bull. de l'Acad. r. d. sc. Belg. 2. série. Tome 40. 1876. p. 38—85.

1877. E. van Beneden, Contribution à l'histoire du développement embryonnaire des Téléostéens. Bull. de l'Acad. d. sc. r. Belg. 2. série. Tome 44. 1877.

1880. E. van Beneden, Recherches sur l'embryologie des mammifères. La formation des feuillets chez le lapin. Archives de Biologie. Tome I. 1880. p. 137—224.

1880. E. van Beneden, Contribution à la connaissance de l'ovaire des Mammifères. L'ovaire du Vespertilio murinus et du Rhinolophus ferrum-equinum. Archives de Biologie. Tome I. 1880. p. 475—550.

1880. E. van Beneden et Charles Julin, Observations sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'œuf chez les Cheiroptères. Archives de Biologie. Tome I. 1880. p. 551—571. (Julin war Assistent von v. B.)

1884. E. van Beneden, L'Appareil sexuel femelle de l'Ascaride megalocéphale. Archives de Biologie. Tome IV. 1884. p. 95—142.

1884. E. van Beneden, Recherches sur la maturation de l'œuf et la Fécondation. Archives de Biologie. Tome 4. 1884. p. 265—640.

Die beiden letztgenannten Arbeiten hat van Beneden zu einem Buch vereinigt, das den Titel führt: Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire. Diese Buchausgabe ist selbständig paginiert (424 Seiten); außerdem aber hat er auch die beiden Arbeiten in Buchform mit der Paginierung des Archivs verschickt.

1884. E. van Beneden et Charles Julin, La spermatogénèse chez l'Ascaride megalocéphale. Bull. de l'Acad. r. d. sc. Belg. 3. série. Tome 7. 1884. 33 Seiten.

1884. E. van Beneden et Charles Julin, La segmentation chez les Ascidiens dans ses rapports avec l'organisation de la larve. Bull. de l'Acad. r. d. sc. Belg. 3. série. Tome 7. 1884. 19 Seiten.

1887. E. van Beneden et Adolphe Neyt, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride megalocéphale. Communication préliminaire. Bull. de l'Acad. r. d. sc. Belg. 3. série. Tome 14. 1887. 83 Seiten.

1889. E. van Beneden, Monsieur Guignard et la découverte de la division longitudinale des anses chromatiques. Archives de Biologie. Tome IX. 1889. p. 485—495.

1890. E. van Beneden, La réplique de Mr. Guignard à ma note relative au dédoublement des anses chromatiques. Archives de Biologie. Tome X. 1890. p. 105—126.

1887. Akad. E. van Beneden legt in der Sitzung der Académie Royale de Belgique vom 6. August 1887 seine Nouvelles Recherches vor und gibt eine genaue Erläuterung seiner Resultate. Le Moniteur Belge. Journal officiel. 20 août 1887.

1880. E. van Beneden, Recherches sur la structure de l'ovaire, l'ovulation, la fécondation et les premières phases du développement, chez les Cheiroptères (communication préliminaire). Bull. de l'Acad. r. d. sc. Belg. 2. série. Tome 49. 1886. p. 628—655.

1888. E. van Beneden, Sur la fécondation chez l'Ascaride mégalocéphale (Rectification). Anat. Anz. 1888. p. 104.

II.

E. van Benedens Arbeiten über die Gregarinen.

1869. E. van Beneden, Sur une nouvelle espèce de Grégarine désignée sous le nom de Gregarina gigantea. Bull. de l'Acad. r. d. sc. Belg. 2. série. Tome 28. 1869. p. 444—456.

1871. E. van Beneden, Recherches sur l'évolution des Grégarines. Bull. de l'Acad. r. d. sc. Belg. 2. série. Tome 31. 1871. p. 325—359.

1872. E. van Beneden, Note sur la structure des Grégarines. Bull. de l'Acad. r. d. sc. Belg. 2. série. Tome 33. 1872. p. 210, 223.

III.

E. van Benedens Arbeiten über die Dicyemiden.

1876. E. van Beneden, Recherches sur les Dicyemides survivants actuels d'un embranchement des Mesozoaires. Bull. de l'Acad. r. d. sc. Belg. 2. série. Tome 41. 1876. p. 1160—1205.

Fortsetzung dieser Arbeit: Ebenda Tome 42. 1876. p. 35—97.

1882. E. van Beneden, Contribution à l'histoire des Dicyemides. Archives de Biologie. Tome III. 1882. p. 195—228.

IV.

E. van Benedens Arbeiten über die Ascidien.

1881. E. van Beneden, Existe-t-il un coelome chez les Ascidiens? Zool. Anz. Bd. 4. 1881. p. 375—378.

1881. E. van Beneden, Recherches sur l'organisation et le développement des Ascidiens simples et sociales. Compt. rend. de l'Acad. d. sc. de Paris. 92. Bd. 1881. (Fast wörtlich wie im Zool. Anz. Bd. 4; s. oben. 92. Bd. 1881. p. 1238—1241.)

1884. E. van Beneden et Charles Julin, La segmentation chez les Ascidiens dans ses rapports avec l'organisation de la larve. Bull. de l'Acad. r. d. sc. Belg. 3. série. Tome 7. 1884. 19 Seiten.

1884. E. van Beneden et Charles Julin, Le système nerveux des Ascidiens adultes, dans ses rapports avec celui des larves urodèles. Bull. de l'Acad. r. d. sc. Belg. 3. série. Tome 8. 1884. 62 Seiten.

1884. E. van Beneden et Charles Julin, Les orifices branchiaux externes des Ascidiens et la formation du cloaque chez la Phallusia scabroïdes n. sp. Bull. de l'Acad. r. d. sc. Belg. 3. série. Tome 8. 1884.

1884. E. van Beneden et Charles Julin, Recherches sur le développement postembryonnaire d'une Phallusie (Phallusia scabroides n. sp.). Arch. de Biol. Tome V.

1887. E. van Beneden et Charles Julin, Recherches sur la morphologie des Tuniciers. Arch. de Biol. Tome 6. 1887. p. 237—476.

1887. E. van Beneden, Les tuniciers sont-ils des poissons dégénérés? Quelques mots de réponse à Dohrn. Zool. Anz. 10. Bd. Nr. 257 u. 258 (p. 407—413 u. 433—436).

V.

E. van Benedens Arbeiten über die Entwicklung der Säugetiere.

1875. E. van Beneden, La maturation de l'œuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire des mammifères d'après des recherches faites chez le lapin. Communication préliminaire. Bull. de l'Acad. r. d. sc. Belg. 2. série. Tome 40. 1875 (s. oben).

1880. E. van Beneden et Charles Julin, Recherches sur la structure de l'ovaire, l'ovulation et les premières phases du développement chez les Cheiroptères. Communication préliminaire. Bull. de l'Acad. r. d. sc. Belg. 2. série. Tome 49. 1880. p. 628—655.

1880. E. van Beneden, Recherches sur l'embryologie des Mammifères. La formation des feuillets chez le lapin. Arch. de Biol. Tome I. 1880 (s. oben).

1880. E. van Beneden et Charles Julin, Observations sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'œuf chez les Cheiroptères. Arch. de Biol. Tome I. 1880 (s. oben).

1884. E. van Beneden et Charles Julin, Recherches sur la formation des annexes foetales chez les Mammifères: (Lapin et Cheiroptères). Arch. de Biol. Tome V. 1884. p. 369—434.

1886. E. van Beneden, Mitteilungen über seine Untersuchungen der ersten Entwicklungsstadien der Säugetiere (Kaninchen, Fledermaus). Tageblatt der 59. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Berlin 1886. Sitzung der Sektion für Anatomie am Mittwoch, den 22. September im physiologischen Institute und Demonstration seiner Präparate. (Tageblatt p. 374 u. 375.)

Derselbe, Bericht über die Mitteilungen und die Demonstration im Anat. Anz. 1. Jahrg. 1886. p. 288—289.

1886. E. van Beneden, Sur l'évolution de la ligne primitive, la formation de la notocorde et du canal cordal chez les Mammifères (Lapin et Murin). Bull. de l'Acad. r. d. sc. Belg. 3. série. Tome 12. p. 368.

Bloß Titelangabe eines Vortrages mit der Bemerkung, daß die Arbeit im nächsten Bulletin erscheinen werde, was aber nicht der Fall war. In der Sitzung vom 9. Oktober 1886.

1886. E. van Beneden, De la fixation du blastocyste à la muqueuse utérine chez le Murin (Vespertilio murinus). Bull. de l'Acad. r. d. sc. Belg. 3. série. Tome 15. 1888. p. 17—27.

1888. E. van Beneden, De la formation et de la constitution du placenta chez le Murin. Bull. de l'Acad. r. d. sc. Belg. 3. série. Tome 15. 1888. p. 351—364.

1888. E. van Beneden, Erklärung der von Werner und Winter ausgeführten Tafeln, seine Untersuchungen über die Blätterbildung, den Chordakanal und die Gastrulation bei den Säugetieren (Kaninchen und Vespertilio murinus) betreffend. Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft auf der 2. Versammlung in Würzburg, den 20.—23. Mai 1888. p. 709—714.

1888. E. van Beneden, Sur les placentas discoïdes. Compt. rend. de la Soc. de Biol. 9. November 1888. (Lettre du professeur Edouard van Beneden. Communiquée par M. Mathias Duval.)

1899. E. van Beneden, Sur la présence chez l'homme, d'un canal archentérique. Anat. Anz. 15. Bd. 24. Febr. 1899. p. 349—356.

1899. E. van Beneden, Recherches sur les premiers stades du développement du Murin (Vespertilio murinus). Anat. Anz. 16. Bd. 3. September 1899. p. 305—335.

1899. E. van Beneden, Réponse à la réclamation de M. Rauber. Anat. Anz. 16. Bd. 26. Okt. 1899. p. 524—526.

Ferner hat E. van Beneden über die Entwicklung der Säugetiere folgende zwei Schriften hinterlassen, die A. Brachet nach dessen Tode herausgegeben und mit einem Vorwort versehen hat:

1911. E. van Beneden, Recherches sur l'embryologie des Mammifères. I. De la segmentation, de la formation, de la cavité blastodermique et de l'embryon didermique chez le Murin. Arch. de Biol. Tome 26. 1911. 63 Seiten.

1912. E. van Beneden, Recherches sur l'embryologie des Mammifères. II. De la ligne primitive, du prolongement céphalique, de la notocorde et du mésoblaste chez le lapin et chez le murin. Arch. de Biol. Tome 27. 1912. p. 191—401.

Einige Arbeiten gehören ebensowohl in die erste, wie in die vierte oder fünfte Gruppe. Da ich nicht voraussetzen kann, daß der Leser das Detail der Arbeiten kennt, dies aber für die von van Beneden gezogenen Schlußfolgerungen wichtig ist, muß ich meine Besprechung oder „kritische Analyse" so einzurichten suchen, daß der Leser zugleich den wichtigsten Inhalt der Arbeiten kennen lernt.

I. Teil.

C'est le privilège du vrai génie, et surtout du génie qui ouvre une carrière de faire impunément de grandes fautes.

Voltaire.

I. Kapitel.

Arbeiten über den Bau, die Reifung und die Befruchtung des Eies und über Zellteilung.

Die erste Arbeit van Benedens wurde im Jahre 1867 in Concarneau, an der Küste der Bretagne, ausgeführt und von seinem Vater in der Sitzung der Akademie der Wissenschaften in Brüssel vom 4. Januar 1868 überreicht. Sie betraf einen an dem Körper von Gadus pollachius schmarotzenden, durch seine Größe, Farbe und Form ausgezeichneten Trematoden (Dactylocotylus). Für die spätere Arbeitsrichtung van Benedens ist hierbei charakteristisch, daß er sich besonders für den Bau der Eier interessierte und diesem sein Hauptaugenmerk schenkte. Ich möchte aber betonen, daß bereits seit längerer Zeit von anderer Seite die Tatsache festgestellt war, daß die Trematoden zusammengesetzte Eier haben. Schon im Jahre 1836 (Müllers Arch. 1836) hatte Siebold erkannt, daß die Trematoden einen Dotterstock und einen Keimstock besitzen, und im Jahre 1855 war es Aubert bei seinen Untersuchungen über die Eibildung von Aspidogaster conchiola (Z. f. wiss. Zool. IV, S. 358ff.) gelungen, den durchaus sicheren Nachweis zu führen, daß die Eier der Trematoden zusammengesetzte Eier sind, daß sie aus einer größeren Zahl, vom Dotterstock gelieferter Dotterzellen und aus einer im Keimstock entstehenden Eizelle bestehen. Hatte schon Aubert gezeigt, daß für die Entwicklung nur die letztere in Betracht kommt, so konnte van Beneden für Dactylocotylus zeigen, daß die Dotterzellen alsbald einer Degeneration anheimfallen.

Eine ungleich größere Bedeutung darf die im Verein mit Emil Bessels ausgeführte Untersuchung über die Bildung des Blastoderms der Amphipoden, Lernaeen und Copepoden in Anspruch nehmen. Ja man mag darüber geteilter Ansicht sein, ob ihr oder aber den bald darauf von van Beneden allein herausgegebenen „Recherches sur la composition et la signification de l'œuf" der Vorrang gebühre. Interessant ist, daß die erstere Arbeit am 6. Juni 1868, die letztere am 1. August desselben Jahres der belgischen Akademie der Wissenschaften überreicht wurde. Die zusammen mit Bessels herausgegebene Arbeit zeichnet sich vor allem durch präzise Fragestellung und klare Darstellung der beobachteten Tatsachen aus und wenn auch ihr Interesse heute nur ein mehr historisches ist, so verdient sie doch in mancher Hinsicht noch unsere Beachtung. In ihr wird zuerst der Ausdruck Deutoplasma für die nutritiven Bestandteile des Eies eingeführt, ein Ausdruck, der heute ganz allgemein gleichbedeutend mit dem Ausdruck Nahrungsdotter gebraucht wird. Es dürfte nicht uninteressant sein, daß van Beneden damals den Ausdruck Nahrungsdotter als unpräzis und irreführend verwarf und ausdrücklich betonte, daß seine Begriffe Protoplasma und Deutoplasma sich mit denen von Bildungsdotter und Nahrungsdotter nicht decken. Und in der Tat hatte ja Reichert, von dem bekanntlich jene deutschen Bezeichnungen herrühren, unter Bildungsdotter lediglich die Cicatricula des Vogeleies und unter Nahrungsdotter das Eigelb verstanden. Heute werden aber bekanntlich die Ausdrücke Reicherts synonym mit denen van Benedens gebraucht. — Im Anschluß an die Definition des Begriffes Deutoplasma hebt van Beneden noch mit scharfer Betonung die Unterschiede zwischen den Begriffen Ei und Eizelle (œuf et cellule-œuf) hervor. Als Eizelle dürfe man nur das Protoplasma des Eies mit dem Kern (Keimbläschen) bezeichnen; das Deutoplasma dagegen sei kein integrierender Bestandteil der Eizelle, es könne entweder im Protoplasna suspendiert sein oder auch ganz außerhalb desselben liegen. Das Deutoplasma könne ferner auch aus Zellen zusammengesetzt sein, wie bei den Trematoden, wo das Ei in Wirklichkeit einen Haufen von Zellen, nicht eine einfache Zelle repräsentiere; aber von diesen Zellen sei doch nur eine als Eizelle zu bezeichnen. — Von besonderer Wichtigkeit ist diese Arbeit van Benedens meiner Ansicht nach noch deshalb, weil in ihr die erste, wenn auch noch ganz unbestimmte Ahnung

von der verschiedenen prospektiven Bedeutung der Furchungszellen ausgesprochen ist. Bei der Beschreibung der Bildung des Blastoderms der marinen Gammariden (Gammarus locusta) hebt nämlich van Beneden hervor, daß man schon vom Beginn der Furchung an Rücken und Bauch, rechte und linke Seite des künftigen Embryo erkennen könne. Die vier kleinen Zellen des Achtzellen-Stadiums gehören der künftigen Bauchseite an und an dieser differenziere sich das Blastoderm früher, als an der Rückenseite. Bei anderen Formen dagegen, wie bei Anchorella, treten die ersten Zellen, die durch fortgesetzte Teilung das Blastoderm liefern, dort auf, wo später das vordere Ende des Embryo erscheine. So könne man also auch hier schon vom Beginn der Entwicklung an einzelne Körperregionen voneinander unterscheiden. — Von anderen Ergebnissen, weniger allgemeiner Bedeutung, hebe ich folgende hervor: Die Furchung soll bei den untersuchten Formen entweder eine totale sein oder ganz fehlen. Die letztere Angabe berührt uns heut etwas eigentümlich, und zwar um so eigentümlicher, als van Beneden von allem Anfange an ein entschiedener Anhänger der Zellenlehre war. Sie wird indessen verständlich, wenn man die Arbeiten aus späterer Zeit berücksichtigt. Es sollen nämlich bei gewissen Formen an genau bestimmten Stellen des Eies aus der Oberfläche des Dotters einige wenige, rein protoplasmatische Zellen hervortreten, die sich durch Teilung vermehren und allmählich das Blastoderm liefern. Dabei sei zu keiner Zeit an der Oberfläche des Eies etwas von einer Furche zu sehen. — Wir wissen heute genau, wie diese Beobachtungen zu deuten sind. Für van Beneden waren sie der Grund zu der Auffassung, daß die Segmentation ein akzessorisches Phänomen in der Entwicklung sei. Das Wesentliche sei die Vermehrung der Eizelle durch Teilung. Bei einer regelrechten, wirklichen Furchung folge das Deutoplasma dieser Teilung der Eizelle, indem es im Protoplasma suspendiert bleibe, während sich dieses teile. Die Scheidung von Protoplasma und Deutoplasma erfolge erst später. Beim Mangel einer Furchung aber, wie bei Anchorella, Clavella Caligus, den Lernaeen und anderen Formen nehme das Deutoplasma an der Teilung der Eizelle gar keinen Anteil, es trenne sich von ihr, bevor sich diese zu teilen beginne. — Die Furchung sei bei Gammarus locusta eine totale, wobei sich aber erst bei der Bildung des Blastoderms das Deutoplasma jeder Furchungszelle vom Proto-

plasma trenne; die Vermehrung der Zellen erfolge in ähnlicher Weise wie bei den Batrachiern. Bei Chondracanthus dagegen verlaufe sie in eigentümlicher Weise, indem von einem gewissen Zeitpunkt an jede Furchungszelle simultan in vier, statt in zwei Zellen zerfalle. Auch daraus gehe hervor, daß die Segmentation ein akzessorisches Phänomem sei.

Von unleugbar größtem historischem Interesse sind die Angaben über die Bildung des Blastoderms; man muß sich, um den durch van Benedens Arbeit eingeleiteten Fortschritt beurteilen zu können, den Stand der Kenntnisse zu jener Zeit vergegenwärtigen. Über die Bildung des Blastoderms herrschten damals sehr verschiedene Meinungen. Weismann war durch seine berühmten Untersuchungen über die Entwicklung der Dipteren (1863) zu dem Schlusse gekommen, daß sich zunächst an der Oberfläche des Eies der Arthropoden ein „Keimhautblastem" bilde und daß in diesem durch eine „chemische Differenzierung" die Kerne entstehen, die also als Neubildungen, nicht als Abkömmlinge des Keimbläschens zu betrachten wären. Zu ähnlichen Ansichten war später Dohrn durch seine Untersuchungen über die Entwicklung von Asellus aquaticus gelangt. Leuckart dagegen, der sich auf Untersuchungen an Melophagus stützte, und Claparède, der die Entwicklung der Spinnen untersucht hatte, waren der Überzeugung, daß sich die Bildung der Zellen des Blastoderms der Arthropoden im Grunde genommen doch auf einen der Furchung ähnlichen Prozeß zurückführen lasse und daß die Kerne dieser Zellen in letzter Instanz vom Keimbläschen abzuleiten seien. Namentlich Claparède sprach diese Ansicht mit großer Schärfe aus, wenn er auch eigentlich beweisende Beobachtungen nicht beizubringen vermochte. Er sagte: „Je ne doute pas, que tous ces nucléus ne descendent d'un nucléus ou d'une cellule préexistante, sans doute de la vésicule d'un germinative" (nach Weismann 1863 zitiert). Er hielt also unerschütterlich an dem Satze fest: „omnis cellula a cellula". — Ähnliche Ansichten wie Leuckart und Claparède sprach auch Metschnikoff auf Grund seiner Untersuchungen an Cecidomyiden und Aphiden aus. — Ganz anders wieder verhielt sich dagegen Robin; nach ihm sollten die Zellen des Blastoderms „par gemmation" entstehen. — Wieder zu einer anderen Ansicht war La Vallette St. George durch seine Untersuchungen an Amphipoden geführt worden. Nach ihm trennen sich zunächst Bildungsdotter und Nah-

rungsdotter voneinander. Der erstere teile sich in einzelne Zellen, deren Kerne nichts anderes als Portionen des Keimbläschens sein können; der Nahrungsdotter dagegen bleibe ungeteilt. — Van Beneden und Bessels unterscheiden nun drei Typen der Blastodermbildung. Der erste, der sich bei den marinen Gammariden, bei Chondracanthus und den Copepoden findet, charakterisiert sich dadurch, daß sich nach der totalen Furchung des Dotters das Deutoplasma vom Protoplasma trenne. Diese Trennung vollziehe sich an jeder Furchungskugel und die Kerne dieser Kugeln, die sich alle vom Keimbläschen ableiten, werden zu den Kernen der Blastodermzellen. Der zweite Typus ist derjenige von Anchorella, Clavella, Caligus, Congericola, Eudactylina und Lernaea und charakterisiere sich dadurch, daß die Bildung des Blastoderms ohne vorhergehende Furchung erfolge. Eine Furchung fehle also und die beiden konstituierenden Bestandteile des Dotters, das Protoplasma und Deutoplasma, trennen sich voneinander schon unmittelbar nach der Befruchtung. Die Eizelle, d. h. das Protoplasma mit dem Keimbläschen, trenne sich vom Deutoplasma an einer bestimmten Stelle der Oberfläche des Eies und liefere durch Teilung einen Zellhaufen, der sich dann über die Oberfläche ausbreite. — Der dritte Typus endlich werde von den Gammariden des Süßwassers repräsentiert. Er bilde gewissermaßen einen Übergang zwischen den beiden ersten und charakterisiere sich dadurch, daß das Deutoplasma die Teilungen der Eizelle nicht mitmache, sondern von Anfang an ungeteilt bleibe; dadurch nähere er sich dem zweiten Typus; aber dadurch, daß die Zellen an der Oberfläche des Eies gleichzeitig hervortreten, nähere er sich dem ersten Typus, da beim zweiten dies nur an einer umschriebenen Stelle erfolge. Das Gemeinsame aller drei Typen sei, daß die Bildung des Blastoderms auf zwei Vorgänge zurückgeführt werden könne, die sich bald gleichzeitig, bald nacheinander vollziehen; der eine derselben sei die Vermehrung der Eizelle (cellule-œuf in dem früher angegebenen Sinne) durch Teilung; der zweite die Trennung des Protoplasma vom Deutoplasma des Eies[1]).

[1]) Ein Résumé dieser Arbeit hatten E. van Beneden und E. Bessels schon am 12. Mai 1866 der Akademie überreicht unter dem Titel: „Résumé d'un mémoire sur le mode de formation du blastoderme dans quelques groupes des Crustacées. Bull. de l'Acad. r. d. sc. Belg. 2. série. Tome 25, Nr. 5. 1868.

Wenn wir alle diese Angaben und Deutungen im Lichte unserer heutigen Kenntnisse beurteilen, so müssen wir den ersten und zweiten Typus in jene Kategorie der Blastodermbildung einreihen, bei der die Eier zunächst eine totale, in späteren Stadien aber eine superfizielle Furchung erfahren; den dritten Typus aber werden wir als Blastodermbildung nach rein superfizieller Furchung bezeichnen müssen. Innerhalb der ersten Kategorie wäre die Blastodermbildung des ersten Typus von der des zweiten zu unterscheiden, insofern sie beim ersten Typus allseitig gleichzeitig erfolgt, während sie sich beim zweiten zunächst an der Ventralseite des künftigen Embryo vollzieht. Diesen zweiten Typus wird man aber wohl auch als Übergang zwischen der Blastodermbildung nach superfizieller und solcher nach discoidaler Furchung bezeichnen dürfen. Freilich neigt man heute der Ansicht zu, daß eine rein discoidale Furchung bei den Crustaceen nicht vorkomme und daß sich eine solche unter den Wirbellosen nur bei den Cephalopoden, Skorpionen und Pyrosomen finde[1]).

Wie gesagt, kann man darüber geteilter Meinung sein, ob man dieser, zusammen mit Bessels veröffentlichten Arbeit oder aber den als Preisschrift erschienenen Recherches sur la composition et la signification de l'œuf den Vorrang einräumen solle. Dieselben Vorzüge, welche jene auszeichnen, charakterisieren auch diese. Vor allem ist es die Sicherheit und das Geschick, die aufgeworfenen Fragen einem wenn auch nur vorläufigen Abschlusse — van Beneden glaubte freilich einer definitiven Lösung — zuzuführen, was auf den ersten Blick in Erstaunen setzen muß. Die Arbeit ist etwas breit, wohl zu breit angelegt und leidet an häufigen Wiederholungen, aber sie legt ein rühmendes Zeugnis für den Fleiß ihres Autors ab. Auch sie ist, wie die vorige, von der unerschütterlichen, ich möchte fast sagen, aprioristischen Überzeugung getragen, daß das Ei eine einfache Zelle sei; diese Überzeugung drückt der ganzen Darstellung das Gepräge auf. — Die Untersuchungen van Benedens erstreckten sich auf die Würmer, Crustaceen, Säugetiere und Vögel. Von Würmern untersuchte er die Trematoden, Cestoden und Turbellarien, zu denen er damals auch noch die Nemertinen rechnete, und die

[1]) Vgl. damit C. Heiders Bearbeitung des Kapitels Furchung in seinem bekannten, zusammen mit Korschelt herausgegebenen „Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere". 1. u. 2. Aufl. Allg. Teil. 3. Lfg. Jena 1909.

Nematoden; von Crustaceen die parasitischen und freilebenden Copepoden, die Amphipoden und Isopoden und die Dekapoden; endlich auch die Rotatorien, die er merkwürdigerweise, vielleicht unter dem Einflusse seines Vaters, zu den Crustaceen rechnete; den Bau der Säugetiereier untersuchte er an einer großen Zahl von Arten, u. a. auch beim Känguruh und Armadill, am genauesten aber bei Vespertilio murinus. Die Untersuchungen über den Bau des Vogeleies wurden hauptsächlich am Haushuhn, Wasserhuhn, Zaunkönig und Reiher ausgeführt. Von allen diesen Untersuchungen sind weitaus die gründlichsten und zugleich diejenigen, die am meisten neues Detail zutage gefördert haben, diejenigen über die Eier der Wirbellosen; mit ihnen lassen sich diejenigen über die Eier der Wirbeltiere kaum vergleichen; und doch glaube ich nicht fehlzugehen, wenn ich in den Untersuchungen über die Eier der Säugetiere den ersten Keim zu den späteren großen Arbeiten van Benedens über Befruchtung, Furchung und Keimblätterbildung des Kaninchens und der Fledermaus erblicke. — Geradeso, wie van Beneden der Überzeugung war, daß das Ei aller Tiere den Formwert einer einfachen Zelle besitze, die allerdings, wie man schon damals wußte, bei manchen Formen, wie bei den Trematoden, den Cestoden und den meisten rhabdocölen Turbellarien von Dotterzellen umlagert sein kann[1]), war er der Überzeugung, daß die Bildung des

[1]) Ich kann van Beneden nicht zustimmen, wenn er bei der Besprechung der Literatur meint, Aubert, dem wohl zweifellos das Verdienst zukommt, als Erster die Eier der Trematoden in Beziehung auf ihre Zusammensetzung und ihre morphologische Bedeutung richtig erkannt zu haben, habe eine Konfusion angerichtet, indem er sowohl die das Keimbläschen umgebende eiweißartige Substanz, als auch die Produkte des Dotterstockes als Dotter bezeichnet habe. Ich habe wenigstens bei der Lektüre der Aubertschen Arbeit eine solche Unklarheit nicht empfunden. Denn wenn er auch darüber im Zweifel war, ob er den in der Eikapsel eingeschlossenen, aus dem Dotterstock stammenden Körnerhaufen als Bildungsdotter oder als Nahrungsdotter oder als Eiweiß auffassen solle, so hat er doch — und darauf kommt es in erster Linie an — richtig erkannt, daß sich der Embryo bloß aus der Eizelle entwickelt, die ein Produkt des Keimstockes ist, und daß der Embryo bei seiner Entwicklung den Körnerhaufen als Nahrung aufzehrt. Übrigens hat schon Reichert in seinem Referat der Aubertschen Arbeit in Müllers Arch. 1856 klar und deutlich die Ansicht ausgesprochen, daß der Körnerhaufen, der aus dem Dotterstock stamme, als Nahrungsdotter aufzufassen sei. Diese Bemerkung Reicherts ist van Beneden entgangen. Was die Geschlechtsorgane der Cestoden betrifft, so haben zuerst E. van Benedens Vater,

Eies überall in prinzipiell derselben Weise vor sich gehe. Seiner Meinung nach sollte sich am blinden Ende der Keimdrüsen der Würmer und Crustaceen[1]) geradeso, wie an den blinden, nach außen gerichteten Enden der Eischläuche der Säugetiere eine einheitliche Protoplasmamasse finden, in der Zellkerne in größerer Menge suspendiert seien. Um diese Kerne teile sich später das Protoplasma in einzelne Portionen und zwar schreite diese Teilung von außen nach innen fort und so entstehen aus der ursprünglich einheitlichen Protoplasmamasse mit ihren Kernen die Keimzellen. Van Beneden spricht zugleich die Überzeugung aus, daß sich der gleiche Vorgang auch bei allen anderen bisher daraufhin nicht untersuchten Tieren werde nachweisen lassen. Auch teilt er mit, daß sich in der erwähnten einheitlichen Protoplasmamasse der Eischläuche der Säugetiere und, wie er, allerdings ohne daß ihm Beobachtungen darüber zu Gebote standen, vermuten zu dürfen glaubte, auch der Vögel nutritive Elemente (éléments nutritifs) finden. Diese sollen später, namentlich bei den Vögeln, zu ganz besonderer Größe heranwachsen und hier das Eigelb oder den von Reichert sog. Nahrungsdotter bilden. Der Rest des Protoplasmas, der noch primitive, wenig modifizierte Nahrungselemente enthalte, umgebe den Kern oder das Keimbläschen und bilde mit diesem zusammen die Cicatricula des Vogeleies. Nun hatte Reichert, wie schon früher erwähnt, die Cicatricula des Vogeleies als „Bildungsdotter" bezeichnet. Van Beneden dagegen faßt die Gesamtheit der nutritiven Elemente des Dotters, also sowohl diejenigen, die im Protoplasma der Cicatricula suspendiert sind, als die, die den gelben Dotter zusammen-

---

P. J. van Beneden, und Leuckart eine genaue Beschreibung derselben geliefert; und daß auch bei der Mehrzahl der rhabdocölen Turbellarien ein Keimstock und ein Dotterstock vorhanden ist, hat im Jahre 1848 Oscar Schmidt entdeckt. Ich führe diese Tatsachen nur an, um der nach dem Tode E. van Benedens laut gewordenen Behauptung entgegenzutreten, daß er es gewesen sei, der wesentlich dazu beigetragen habe, die zusammengesetzten Eier dieser Tierformen in ihrer morphologischen Bedeutung kennen zu lehren.

[1]) Bekanntlich hat später Haeckel solche kernhaltige Protoplasmamassen als Syncytien bezeichnet. Heute mißt man der Frage, ob am blinden Ende des Ovariums der genannten und zahlreicher anderer Tiere ein Syncytium vorhanden sei oder ob sich Zellgrenzen nachweisen lassen, mit Recht kein großes Gewicht mehr bei; übrigens hat man in manchen Fällen, wo man anfangs ein Syncytium zu sehen glaubte, später Zellgrenzen nachweisen können.

setzen, unter der Bezeichnung Deutoplasma zusammen. Er spricht sich daher auch sehr energisch gegen die Verwendung der Reichertschen Ausdrücke Bildungsdotter und Nahrungsdotter aus, die, wie er meint, nur geeignet seien, Konfusion hervorzurufen. Man müsse doch bedenken, daß auch bei den Amphibien und Säugetieren und anderen Formen im Protoplasma der Eizelle Deutoplasma suspendiert sei; und doch dürfe man nicht sagen, daß hier die Eier aus Bildungsdotter und Nahrungsdotter bestehen. — Zum Schlusse seiner Arbeit sagt van Beneden, namentlich mit Beziehung auf die zusammengesetzten Eier der Trematoden und der Mehrzahl der anderen Platyhelminthen, der fast allgemein adoptierte Satz: „tout œuf est une cellule" sei ungenau; er müsse lauten: in jedem Ei existiere eine Zelle, ein Keim, der die erste Zelle des Embryo sei („Dans tout œuf il existe une cellule-œuf, un germe, qui est la première cellule de l'embryon").

Man muß sich, um der Arbeit van Benedens gerecht zu werden, vergegenwärtigen, wie man damals über diese Dinge, in erster Linie über die Natur des Eies, dachte. Fast gleichzeitig mit van Benedens Arbeit waren in Deutschland zwei Werke von fundamentaler Bedeutung erschienen. Das eine waren die „Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes" von W. His, das in demselben Jahre erschien, in welchem van Beneden seine Arbeit der Akademie überreichte, das andere die Monographie Waldeyers über „Eierstock und Ei" aus dem Jahre 1870; das Vorwort dieses Werkes ist vom September 1869 datiert, also aus demselben Jahre, in welchem van Benedens Arbeit gedruckt wurde. Waldeyer konnte also noch keine Kenntnis von den Ergebnissen dieser Arbeit haben. Auch His und Waldeyer hatten sich, wie jeder Untersucher seit Schwann, die Frage vorgelegt, ob das Ei eine einfache Zelle sei. Beide waren zu der Ansicht gekommen, daß diese Frage verneint werden müsse und daß man das Ei für eine „zusammengesetzte Bildung" (Waldeyer) zu halten habe. Und doch standen sich trotz dieser scheinbar prinzipiellen Übereinstimmung die Anschauungen von His und Waldeyer diametral gegenüber. Nach His, der von der Untersuchung des Hühnereies ausging, bestand der Dotter aus dem Hauptdotter oder Archilecith und dem Nebendotter oder Paralecith. Der Nebendotter sollte aus Granulosazellen hervorgehen, die infolge einer eigenartigen Metamorphose zu weißen Dotterkugeln werden sollten. In diesen hätte man

also echte Zellen zu erblicken, die allmählich in den Hauptdotter einwandern; ein Teil der weißen Dotterkugeln sollte dann zu gelben Dotterkugeln werden. Diese Auffassung wurde zur Basis der Parablasttheorie, die durch viele Jahre dem Fortschritte der Wissenschaft so hinderlich war. His meinte, daß aus den Elementen des weißen Dotters, also in letzter Instanz aus metamorphosierten Granulosazellen, das Blut und die Gewebe der Bindesubstanzen hervorgehen. So sollten also der Embryo und das fertige Tier im Grunde genommen das Resultat einer eigenartigen Symbiose zweier genetisch ganz verschiedener Keime, des Archiblasts und des Parablasts, sein. Daß damit die Auffassung des Eies als einer einfachen Zelle ganz unverträglich war, liegt auf der Hand. — Der Rückschritt der durch diese Theorie inauguriert wurde, war um so bedauerlicher, zugleich aber umso unverständlicher, als wenige Jahre vorher — im Jahre 1861 — Gegenbaur mit bewunderungswürdiger Klarheit den Nachweis erbracht hatte oder erbracht zu haben glaubte, daß der Dotter niemals Zellen enthalte und daß die „Eier der Wirbeltiere mit partieller Furchung keine wesentlich zusammengesetzteren Gebilde sind als die der übrigen Wirbeltiere; sie sind nichts anderes, als zu besonderen Zwecken eigentümlich umgewandelte, kolossale Zellen, die aber nie diesen ihren Charakter aufgeben.“ Dadurch werde, meint Gegenbaur, der „Gegensatz, den man zwischen den Eiern der Säugetiere und Amphibien einerseits und jenen der Vögel und Reptilien andererseits erhob, vollständig aufgehoben. Das Ei des Vogels ist, wie das eines Säugetieres, eine Zelle, die Keimzelle“. — Es ist heute ganz unverständlich, wie sich gegenüber dieser klaren und durchaus sachgemäßen Auffassung Gegenbaurs die Parablasttheorie volle zwei Jahrzehnte in Geltung und Ansehen erhalten konnte.

Ganz anders, als die Auffassung His', lautete, trotz der scheinbar prinzipiellen Übereinstimmung, diejenige Waldeyers. Bei Waldeyer war es lediglich eine allzu ängstliche, oder, wenn ich so sagen darf, zu engherzige Fassung des Begriffes Zelle, was ihn veranlaßte, im Ei eine zusammengesetzte Bildung zu erblicken. Er glaubte gefunden zu haben, daß an dem Aufbau des Eies auch Bestandteile des Follikelepithels beteiligt seien und hatte daraus den Schluß gezogen, daß, wenn auch das Primordialei zweifellos als eine einfache Zelle bezeichnet werden müsse, das fertige Ei diesen Charakter verloren habe. Heute wissen wir, daß die Follikelepithelzellen bei der Ei-

bildung der Wirbeltiere wesentlich dieselbe Rolle spielen, wie die Nährzellen bei der sog. nutrimentären Eibildung der Arthropoden und anderer wirbelloser Tiere und daß weder in ihrer physiologischen noch in ihrer morphologischen Beziehung zum Ei ein Grund vorliege, dieses nicht als einfache Zelle gelten zu lassen. — Wenn nun auch van Benedens Untersuchungen, soweit sie die Säugetiere und Vögel betreffen, weit hinter denen Gegenbaurs, Pflügers, Cramers, His', Waldeyers und zahlreicher anderer Forscher zurückblieben, so hat er doch mit seinem Urteil zweifellos das Richtige getroffen. Die mehr akademisch als praktisch wichtige Frage, ob eine Zelle auch dann noch ihren Zellcharakter bewahre, wenn ihr Material von anderen Zellen zugeführt werde, hat ihm keine Sorge gemacht, und allzuviel Bücherweisheit hat den damals 22jährigen Forscher trotz seines Fleißes wohl auch nicht beschwert. So wird man van Beneden immerhin unter denjenigen zu nennen haben, die dazu beigetragen haben, die morphologische Bedeutung des Eies richtig zu erfassen. —

Weniger wichtig sind die vier Arbeiten über Crustaceenentwicklung, die in den Jahren 1869 und 1870 rasch hintereinander erschienen. Sie enthalten zwar eine Anzahl guter, neuer Beobachtungen, gehen aber in den allgemeinen Schlußfolgerungen nicht über das bereits Bekannte hinaus und lassen vor allem den weiten Blick vermissen, der die Arbeiten van Benedens sonst fast durchweg kennzeichnet. In diesen Arbeiten werden in erster Linie die Furchung und Blastodermbildung berücksichtigt, während die späteren Stadien fast nur mit Rücksicht auf die allmähliche Ausbildung der äußeren Körperform beschrieben werden. Nirgends wird der Versuch gemacht, die Keimblättertheorie auf die Crustaceen anzuwenden, ja, es findet sich in keiner der vier Arbeiten auch nur ein Wort, das erkennen ließe, daß sich van Beneden diese Frage überhaupt vorgelegt habe. Und doch lag diese schon zweifellos in der Luft. Schon im Jahre 1854 hatte Zaddach in seinen „Untersuchungen über den Bau der Gliedertiere, Berlin 1854", den Versuch gemacht, die Keimblättertheorie auf die Arthropoden und speziell auf die Insekten, anzuwenden. Freilich mußte dieser Versuch, da es noch an geeigneten Untersuchungsmethoden fehlte, scheitern und er wurde dann auch von A. Weismann in seinen „Beiträgen zur Entwicklungsgeschichte der Insekten. I. Die Entwicklung der Dipteren im Ei, Leipzig 1863" und Z. f. wiss. Zool., Bd. XIII,

sowie in seinem Aufsatz „Zur Embryologie der Insekten“, Reichert und Du-Bois-R. Arch. 1864, mit aller Entschiedenheit zurückgewiesen. Erst im Jahre 1870, also unmittelbar nach, oder zum Teil zu gleicher Zeit mit dem Erscheinen der Arbeiten van Benedens, wagte es Bütschli wieder, auf Grund seiner Untersuchungen über die Entwicklung der Biene (Zur Entwicklungsgeschichte der Biene. Z. f. wiss. Zool., 20. Bd., 1870), die Frage nach der Berechtigung der Keimblättertheorie aufzuwerfen, freilich ohne in die Erörterung dieser Frage näher einzugehen (vgl. S. 530). Erst im folgenden Jahre wurde durch Kowalevskys „Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden“ (Mém. de l'Acad. St. Petersbourg, 16. Bd., 1871) die Keimblättertheorie auf die Wirbellosen und speziell auch auf die Arthropoden übertragen. Er lehrte zunächst bei Hydrophilus und später bei Apis und den Lepidopteren und anderen Formen die Schichtenbildung des Keimstreifens und damit die Bildung der Keimblätter kennen. Kowalevsky war der Erste, der die Eier und Embryonen der Arthropoden und der Wirbellosen überhaupt in Schnitte zerlegte, und so wurde durch die Anwendung einer alten, längst geübten und bekannten Methode auf ein neues Objekt eine neue Epoche der Entwicklungsgeschichte inauguriert. Die Arbeiten van Benedens fielen nun in die der Inauguration der neuen Epoche unmittelbar vorausgehende Zeit. Wenn sie nun aber auch in Beziehung auf die späteren Entwicklungsvorgänge heute kaum mehr als ein historisches Interesse haben, so dürfen sie doch in Beziehung auf die Furchung und Blastodermbildung auch jetzt noch einige Beachtung beanspruchen. In dieser Hinsicht sei hervorgehoben, daß nach van Benedens Ergebnissen die Furchung bei Mysis, den Lernaeopoden und Hessia eine partielle sei, daß sich hier nach der Befruchtung eine Art Cicatricula bilde, indem sich der größte Teil des Protoplasmas vom Deutoplasma trenne, und daß die Furchung ausschließlich an dieser Cicatricula ablaufe. Die Furchung wäre also nach der später von Haeckel eingeführten Nomenklatur eine rein discoidale. Heute neigt man aber, hauptsächlich auf Grund der Untersuchungen von Butschinsky (1894—1900), Wagner (1896) und Robinson (1906) der Ansicht zu, daß eine reine discoidale Furchung bei den Crustaceen nicht vorkomme, daß man es also auch bei den genannten Formen mit einer superfiziellen Furchung, allerdings mit vorzeitiger Bildung des Blastoderms an der künftigen Ventralseite zu tun habe. Immerhin stellen die van Beneden beob-

achteten Fälle interessante Übergänge zwischen superfizieller und discoidaler Furchung dar. — In anderer Weise erfolgt die Furchung und Blastodermbildung nach van Beneden bei Asellus und Sacculina. Bei Asellus seien anfangs an der Oberfläche des Eies keine Furchen zu sehen, später aber verlaufe die Furchung rein superfiziell. Bei Sacculina sei zunächst die Furchung eine totale und zugleich äquale. Erst im Vierzellenstadium erfolge an jeder Furchungskugel eine Trennung des hellen Protoplasmas vom dunklen Deutoplasma und es entstehen auf diese Weise acht Kugeln, von denen nur die vier kleineren hellen den Formwert von Zellen besitzen und durch weitere Teilung das Blastoderm liefern. Von anderen Angaben, deren Interesse allerdings nur mehr ein rein historisches ist, hebe ich hervor, daß van Beneden stets mit großer Entschiedenheit die Annahme einer freien Kernbildung, die damals noch in vielen Arbeiten vertreten wurde, bestreitet.

Seine besondere Aufmerksamkeit haben ferner die Häutungen des Embryo und der Larve in Anspruch genommen; nach van Beneden scheinen bei den meisten Crustaceen drei Häutungen während der Entwicklung vorzukommen: die erste unmittelbar nach der Bildung des Blastoderms (diese soll bei Mysis fehlen), eine zweite im Naupliusstadium und eine dritte im Stadium der „cyclopsähnlichen Jugendform" (Claus).

Ein ganz außerordentliches Aufsehen erregte im Jahre 1874 van Benedens Abhandlung: „De la Distinction originelle du Testicule et de l'ovaire; caractère sexuel des deux feuillets primordiaux de l'embryon; hermaphrodisme morphologique de toute individualité animale; essai d'une théorie de la fécondation". Der lange Titel versprach in der Tat genug des Wichtigen und Interssanten. Kurz vorher waren zwei Arbeiten erschienen, die zum ersten Male den Versuch wagten, die Keimblättertheorie zur Basis der Klassifikation des Tierreiches zu machen; die eine stammte von E. Ray Lankester, dem Jugendfreunde van Benedens, und führte den Titel: „On the primitive Cell-layers of the Embryo, as the Basis of Genealogical Classification of Animals"; die andere war Haeckels bekannte Gastraeatheorie. Der Zoologen hatte sich eine ungeheuere Aufregung bemächtigt. Van Beneden stand ganz im Banne dieser beiden Arbeiten. Auf Grund seiner Untersuchungen an Hydractinia echinata glaubte er den Beweis führen zu können, daß die beiden primären Keimblätter der Cölenteraten polar-entgegengesetzte Primitivorgane

darstellen, Organe, die sich ebensowohl phylogenetisch wie physiologisch scharf gegenüberstehen. Er meinte, die Eier aus dem Entoderm, die Hoden und Spermatozoen aus dem Ektoderm ableiten und demnach den Nachweis führen zu können, daß die Befruchtung in der Vereinigung eines Produktes des animalen Keimblattes mit einem Produkt des vegetativen bestehe. Aus dieser Vereinigung zweier Elemente entgegengesetzter Polarität sollte eine neue Individualität entstehen, genau so wie ein Wassermolekül aus der Vereinigung zweier Wasserstoffatome mit einem Sauerstoffatom entstehe. Ja, van Beneden war der Überzeugung, daß dieses Prinzip auf alle Tiere ohne Ausnahme anwendbar sein werde. — Ich war damals in Jena als Student Zeuge des tiefen Eindruckes, den diese Lehre hervorrief. Heute wissen wir, daß van Benedens Idee nur ein genialer Irrtum war. Schon sechs Jahre später konnten Weismann und Kleinenberg den Nachweis liefern, daß bei den Cnidarien und speziell bei den Hydrozoen, sowohl die männlichen, als auch die weiblichen Geschlechtsorgane ektodermalen Ursprungs sein können[1]) und diese Ergebnisse wurden in den folgenden Jahren so oft und sorgfältig bestätigt, daß man heute an ihrer Richtigkeit wohl kaum mehr zweifeln kann. Aber diese Untersuchungen haben auch gezeigt, wie es möglich war, daß van Beneden zu einer so irrigen Auffassung gelangen konnte. Vielleicht in keiner anderen Tierklasse besitzen die Eier eine so weit gehende Fähigkeit, ihre Ursprungsstätte zu verlassen und andere Regionen des Körpers, selbst ohne Rücksicht auf seinen Schichtenbau, aufzusuchen, wie gerade bei den Hydrozoen (Hydromedusen). Immerhin ist der Irrtum van Benedens auch noch in psychologischer Hinsicht von Interesse; er zeigt, wie leicht er von einer großen, allgemeinen Idee erfaßt und fortgerissen wurde[2]).

[1]) Weismann (Zool. Anz. 1880) glaubte damals, daß bei den Hydroiden mit festsitzenden Geschlechtsknospen drei verschiedene Kombinationen realisiert seien: „a) Beiderlei Geschlechtsstoffe entstehen im Ektoderm (Hydra, Cordylophora, Tubularia); b) beiderlei Geschlechtsstoffe entstehen im Entoderm (Eudendrium, Plumularia, Sertullarella); c) der Samen entsteht im Ektoderm, die Eier im Entoderm (Gonothyraea, Campanularia, Hydractinia, Clada)." Heute neigt man ziemlich allgemein der Ansicht zu, daß bei allen Hydroiden die eigentliche Ursprungsstätte der Geschlechtsorgane und Geschlechtsprodukte das Ektoderm sei.

[2]) Wie van Beneden in einer Arbeit aus dem Jahre 1875 (La maturation etc.) mitteilte, wurden seine Beobachtungen an Hydractinia von Koch, einem Schüler Haeckels, alsbald bestätigt; außerdem glaubte Fol die Theorie auf die Pteropoden und Heteropoden übertragen zu können.

Die Ideen, zu denen van Beneden durch seine Untersuchungen über Hydractinia geführt worden war, veranlaßten ihn, die Reifung und Befruchtung des Eies und die erste Entwicklung der Säugetiere genauer zu untersuchen. (La maturation de l'œuf, la fécondation etc. 1875). Hinsichtlich der Reifung des Eies handelte es sich damals — es waren kurz vorher die wichtigen Arbeiten Auerbachs, Bütschlis und Strasburgers erschienen — in erster Linie darum, zu entscheiden, ob das Keimbläschen vor der Befruchtung vollkommen verschwinde, sowie ob und welchen Anteil es im Gegenfalle bei der Bildung der Richtungskörperchen nehme. Van Beneden gelangte nun durch seine Untersuchungen zu der Überzeugung, daß das erste Richtungskörperchen aus dem „corps nucléolaire" hervorgehe, das sich der Hauptmasse nach aus dem Keimfleck und Teilen der Kernmembran aufbaue; das zweite Richtungskörperchen dagegen glaubte er von den sog. Nebennucleolen (Flemming) und den nucleoplasmatischen Gerüststrängen des Keimbläschens ableiten zu müssen, die sich zum „corps nucléoplasmique" zusammengezogen haben. Da van Beneden nach der Bildung der Richtungskörperchen keinen Kern mehr im Dotter nachweisen konnte, meinte er, das Ei sei zu einer Cytode geworden und als Monerula im Sinne Haeckels zu bezeichnen. Die Bildung der Richtungskörperchen gehe der Befruchtung voraus. Es ist bemerkenswert, daß van Beneden nie ein Spermatozoon in das Ei eindringen sah; dagegen konnte er konstant beobachten, daß eine größere Zahl von Spermatozoen an der Oberfläche des Dotters haftete. Er glaubte daher annehmen zu dürfen, daß die Befruchtung im wesentlichen in einer Verschmelzung der Spermasubstanz (substance spermatique) mit der oberflächlichen Schicht des Dotters bestehe. Von ganz besonderer Wichtigkeit, namentlich auch im Hinblick auf die nahezu gleichzeitigen Untersuchungen O. Hertwigs über die Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies waren die Ergebnisse der Untersuchungen van Benedens über die Bildung des ersten Embryonalkernes (premier noyau embryonnaire). Einige Zeit nach der Befruchtung trete in der Rindenschicht des Dotters eine homogene, körnchenfreie Stelle auf, die van Beneden als peripherischen Vorkern (pronucléus périphérique) bezeichnete. Darauf erscheinen auch im Zentrum des Eies zwei oder drei helle unregelmäßige Massen, die sich bald miteinander vereinigen und den zentralen Vorkern (pronucléus central) bilden. Der peripherische Vorkern nähere sich dann allmählich dem zen-

tralen, lege sich an ihn und vergrößere sich auf Kosten desselben. Schließlich sei nur ein einziger Kern, eben der erste Embryonalkern, vorhanden, der jedenfalls auf Kosten der Vorkerne entstanden sei, gleichviel ob diese miteinander verschmelzen oder aber der eine auf Kosten des anderen sich vergrößere. Da nun van Beneden beobachtet hatte, daß sich die Spermatozoen an die Oberfläche des Dotters anlegen, um sich mit der Rindenschicht desselben zu verbinden, schien es ihm wahrscheinlich, daß der peripherische Pronucleus wenigstens teilweise auf Kosten der Spermasubstanz entstehe. Da aber andererseits der zentrale Pronucleus ausschließlich aus Elementen des Dotters entstehe, so würde der erste Embryonalkern das Resultat einer Verbindung männlicher und weiblicher Elemente sein (éléments mâles et femelles). Van Beneden bemerkt dazu: „J'enonce cette dernière idée comme une simple hypothèse, comme une interprétation que l'on peut ou non accepter.“ Sodann teilt van Beneden noch ähnliche Beobachtungen an Fledermäusen mit. — Wie er selbst im nächsten Jahre — in der Arbeit über Asteracanthion — mitteilte, kann es keinem Zweifel unterliegen, daß sein peripherischer Vorkern dem Spermakern O. Hertwigs entspricht, sein zentraler Vorkern dem Eikern und sein erster Embryonalkern dem ersten Furchungskern. Aber trotz dieser Übereinstimmung bestehen sehr wichtige, prinzipielle Unterschiede zwischen den Befunden und Deutungen beider Forscher. Während Hertwig den männlichen Vorkern aus dem Kopfe eines eingedrungenen Spermazoons entstehen ließ und den weiblichen Vorkern vom Keimfleck ableiten zu dürfen glaubte, bestand für van Beneden ein solcher Zusammenhang nicht. Für ihn war die Befruchtung, wenn ich so sagen darf, in erster Linie ein chemischer Prozeß, in dem männliche und weibliche organische Substanzen zur Bildung des ersten Embryonalkernes zusammentreten; für O. Hertwig dagegen war die Befruchtung in erster Linie ein morphologischer Prozeß, bei dem nicht bloß zwei chemisch verschiedene Substanzen, sondern vielmehr geformte, organisierte Substanzen zur Bildung des ersten Furchungskernes zusammentreten. Man weiß, wie sehr van Beneden später seine ursprüngliche Ansicht änderte.

Oskar Hertwigs Untersuchungen über die Befruchtung des Seeigeleies waren erschienen, als van Beneden mit der Schlußredaktion seiner Arbeit über die Reifung und Befruchtung des Säugetiereies beschäftigt war. Dieser ging nun alsbald daran, auch seinerseits

die Reifung und Befruchtung des Echinodermeneies zu untersuchen und wählte dazu die Eier eines Seesternes, Asteracanthion rubens. Nicht mit Unrecht betonte er, daß Hertwig weder für den Zusammenhang zwischen Keimfleck und Eikern, noch für den zwischen Spermatozoenkopf und Spermakern sichere Beweise hatte beibringen können. Van Beneden untersuchte und beschrieb nun sehr genau und umständlich den Bau des unreifen Eies und vor allem des Keimbläschens von Asteracanthion und schilderte dann die Veränderungen, die dieses bis zu seinem vollständigen Verschwinden durchlaufe. Zuerst sollen die Pseudonucleolen verschwinden, 8—15 an der Zahl, sowie die von van Beneden sog. nucleoplasmatische Masse, die aus den Gerüststrängen des Keimbläschens entstanden sei. Dann folge der Keimfleck, nachdem er zuvor eine Reihe merkwürdiger Umwandlungen erfahren habe, und schließlich schwinde auch das Keimbläschen selbst. Der Schwund desselben werde mit einem Undeutlichwerden seiner Konturen eingeleitet; darauf zerreiße seine Membran oder bekomme wenigstens an der dem Zentrum des Dotters zugewendeten Seite ein Loch. Hier trete sodann sein flüssiger Inhalt heraus, während sich zugleich die Membran (des Keimbläschens) falte und schließlich ganz auflöse. Der ausgetretene Inhalt bilde einen wenig scharf begrenzten hellen Fleck innerhalb des Dotters; dieser Fleck werde kleiner und kleiner und verschwinde bald vollständig. Wie van Beneden meinte, sei diese Erscheinung wahrscheinlich dadurch bedingt, daß sich die Substanz des Keimbläschens allmählich im Protoplasma des Dotters auflöse.

Es ist übrigens interessant, welche Wandlungen van Beneden hinsichtlich der Auffassung der Schicksale des Keimbläschens durchgemacht hat. Anfangs war er, wenn auch mit einiger Reserve, gegen die damals sehr verbreitete Ansicht, daß das Keimbläschen verschwinde, und für die von Johannes Müller in seiner Arbeit über Entoconcha bestimmt verfochtene Meinung von der Persistenz desselben eingetreten. Durch die Arbeiten Oellachers über die Entwicklung der Knochenfische und die Monographie Kleinenbergs über Hydra war er dann sichtlich für die Auffassung eines völligen Schwundes eingenommen worden und glaubte diese Auffassung durch seine Untersuchungen an Säugetieren und nunmehr auch an Echinodermen bestätigen zu können. Wie wir sehen werden, hat er aber später auch diese Ansicht wieder fallen lassen. — Die Arbeit van Benedens über Asteracanthion kann insofern als ein Fortschritt

gegenüber der Arbeit Hertwigs über Toxopneustes angesehen werden, als durch sie gezeigt wurde, daß von einem direkten Zusammenhang zwischen Keimfleck und Eikern nicht die Rede sein kann, wenigstens nicht in dem Sinne, wie sich Hertwig denselben dachte. Auf alle Fälle hatte sie, wenn sie auch selbst weit entfernt war, eine Lösung der Frage zu bringen, das Verdienst, zu einer näheren Prüfung der Hertwigschen Lehre angeregt zu haben. Eine Lösung konnte die Arbeit schon deshalb nicht bringen, weil sie nichts über die Bildung der Richtungskörperchen enthielt. —

Recht bezeichnend für van Benedens Denkart sind die Schlußworte seiner Arbeit, in denen er eine Hypothese über die Bedeutung des Makronucleus und Mikronucleus der Infusorien aufstellte. Er vergleicht den Makronucleus (oder Nucleus im engeren Sinne) mit dem zentralen weiblichen Vorkern und den Mikronucleus (oder Nucleolus) mit dem peripherischen oder männlichen und glaubte, seine im Jahre 1874 auf Grund der Untersuchungen an Hydractinia aufgestellte Theorie der Befruchtung mutatis mutandis auch auf die Infusorien anwenden zu können.

Im nächsten Jahre (1877) erschien eine Arbeit van Benedens über die erste Entwicklung der Knochenfische, in der er den Versuch machte, die Gastraeatheorie auf diese Tierklasse anzuwenden. Die Arbeit bietet heute nur mehr historisches oder, vielleicht richtiger gesagt: persönliches Interesse. Was die Beobachtungen betrifft, so waren sie eigentlich schon zur Zeit ihrer Veröffentlichung durch die Arbeiten Oellachers und v. Kupffers und vor allem Goettes überholt. Der Grund davon lag in der Methode; van Beneden hatte es unterlassen, Schnitte durch die untersuchten Eier zu legen und war infolgedessen zu irrigen Schlüssen geleitet worden. Übrigens ist gerade das persönliche Interesse, das die Arbeit bietet, so groß, daß ich nicht ganz mit Stillschweigen darüber hinweggehen möchte. Van Beneden dachte sich die erste Entwicklung der Knochenfische folgendermaßen: er meinte, die Furchung sei eine totale, inäquale. Die mit sehr viel Deutoplasma beladene Eizelle teile sich zunächst in zwei sehr unähnliche Zellen; die eine sei der Keim, der sich allein abfurche und der Keimscheibe den Ursprung gebe, die andere werde von der Deutoplasmakugel dargestellt, die an der dem Keime zugewendeten Seite von einer Schicht von Protoplasma, der „couche intermédiaire", bedeckt sei. Diese couche intermédiaire furche sich nicht, sondern es treten in ihr gegen Ende der Furchung des Keimes

zahlreiche Zellkerne auf, um die sich das Protoplasma zusammenziehe. Die Entstehung dieser Kerne erfolge auf endogenem Wege, also neoplastisch. Nebenbei bemerkt, ist diese couche intermédiaire mit ihren Kernen nichts anderes als das, was später H. Virchow Dottersyncytium oder Agassiz, Whitman und andere Periblast genannt haben. Aus der couche intermédiaire gehe nun das primäre Entoderm hervor, während der Keim das primäre Ektoderm liefere, das allmählich das primäre Entoderm samt der Deutoplasmakugel umwachse. So kommt also van Beneden dazu, die discoidale Furchung des Teleostiereies zu leugnen und zu sagen: Die Knochenfische durchlaufen eine epibolische Gastrula. Zum Schlusse sucht er, indem er sich auf Strasburger beruft, zu zeigen, daß zwischen einfacher Zellbildung durch Teilung und endogener Zell- und Kernbildung nur ein gradueller, kein prinzipieller Unterschied bestehe.

Es braucht kaum erwähnt zu werden, daß heute die Furchung und Gastrulation der Knochenfische, namentlich infolge der gegen Ende der 90er Jahre auf Anregung H. Virchows ausgeführten Untersuchungen, in den wesentlichen Punkten klargestellt ist. (Vgl. vor allem die Arbeiten Jablonowskis.) Freilich ist gegen die durch diese Arbeiten begründeten Anschauungen in neuester Zeit Einspruch erhoben worden. Es kann indessen nicht die Aufgabe dieser Zeilen sein, darauf näher einzugehen. —

Nun trat in den Arbeiten van Benedens eine längere Unterbrechung ein. Sie war hauptsächlich durch die Folgen eines schweren Unfalles veranlaßt, den er bei einer Besteigung des Eiger im Berner Oberlande erlitt. Er hatte die Besteigung in Begleitung Gussenbauers, der damals Professor der Chirurgie in Lüttich war, und zweier Führer unternommen. Van Beneden bezeichnete später einmal, als er mit mir darüber sprach, Gussenbauer als seinen Lebensretter. Und Gussenbauer erzählte mir, daß es ihm damals nur mit äußerster Kraftanstrengung gelungen sei, die Partie, die auf vereistem Firn ins Rutschen gekommen war, unmittelbar vor dem sonst unvermeidlichen Absturz über eine steile Felswand zum Stehen zu bringen. Er zeigte mir auch noch den dabei verwendeten Eispickel, dessen eine, ins Eis eingehackte Zacke ganz krumm gebogen war. Gussenbauer leitete dann auch den Transport van Benedens, der meistens bewußtlos war, aus der Schweiz nach Belgien.

Die erste Arbeit, die nach dieser Unterbrechung erschien, waren die Recherches sur l'Embryologie des Mammifères und behandelte,

wie der Untertitel: La formation des feuillets chez le Lapin besagt, in erster Linie die Keimblättertheorie des Kaninchens. Sie war im wesentlichen eine ausführliche, von zahlreichen Abbildungen begleitete Darstellung der schon im Jahre 1875 veröffentlichten, seither allerdings bedeutend erweiterten Untersuchungsergebnisse. Indessen brachte van Beneden in der Einleitung auch eine summarische Darstellung einiger seiner wichtigsten neueren Untersuchungsergebnisse über Reifung und Befruchtung des Kanincheneies. Nur diese, die übrigens durchaus den Charakter einer vorläufigen Mitteilung haben, sollen hier besprochen werden; der wesentliche Inhalt der Arbeit dagegen soll erst im 5. Kapitel zur Sprache kommen. Die wichtigsten Sätze dieser vorläufigen Mitteilung sind folgende: „Le pronucléus femelle dérive de la vésicule de Purkinje et il en est de même, au moins partiellement des corps directeurs. La disparition complète de la vésicule, est le dernier terme d'une série de modifications qui s'accomplissent durant les trois semaines précédant l'expulsion de l'ovule ovarien" (S. 3). Sodann wird mitgeteilt, daß drei Phänomene, nämlich die Zurückziehung des Dotters oder vielmehr die Ausstoßung der perivitellinen Flüssigkeit, die Bildung der Dottermembran (membrane vitelline) und die Austreibung der Richtungskörperchen untrennbar verbunden zu sein und eine und dieselbe Ursache zu haben scheinen; daß sie also auch eine und dieselbe Erklärung verlangen. Und nun folgen einige Sätze, die streng genommen eine neue Theorie der Befruchtung enthalten und auf die van Veneden das allergrößte Gewicht legte, sowie er sie denn auch durch fetten Druck ganz besonders hervorhob. Sie lauten: „Le rajeunissement de la cellule présente deux phases: dans la première la cellule se débarrasse à la fois d'une partie déterminée de son noyau (corps directeurs) et de certains éléments protoplasmiques (liquide perivitellin et membrane vitelline); dans la seconde phase les parties expulsées sont remplacées grâce à la conjugaison qui se fait entre la partie femelle de l'œuf et le ou les spermatozoïdes" (S. 4). Der übrige Inhalt dieser vorläufigen Notiz ist von geringerer Wichtigkeit. Noch heute wichtig dagegen ist die auf den ersten Seiten beschriebene, auf eine Beobachtung Weils gegründete Methode, um die aufeinander folgenden Reifungssstadien der Eier des Kaninchens mit Sicherheit und in lückenloser Reihe auffinden zu können. —

Van Beneden hat also in dieser Arbeit die Theorie aufgestellt, daß sich das Ei bei seiner Reifung eines Teiles seines Kerns und

seines Protoplasmas entledige und daß bei der Befruchtung die ausgestoßenen Teile (des Kerns und des Protoplasmas) durch eine zwischen der weiblichen Partie der Eies und einem oder mehreren Spermatozoen stattfindende Konjugation wieder ersetzt werden. Implicite ist in dem Gesagten vielleicht schon enthalten, daß die ausgestoßenen Teile des Eies als männliche Bestandteile des Eies anzusehen seien. —

Dazu ist aber erstens zu bemerken, daß van Beneden später die Ansicht, daß die Befruchtung als eine Konjugation aufzufassen sei, sehr scharf bekämpfte, und zweitens, daß die Ansicht, die Konjugation der Einzelligen und die Befruchtung der Mehrzelligen habe eine „Verjüngung" zur Folge, nicht neu war. Es hatte nämlich schon Bütschli im Jahre 1876 in seinen Studien über die ersten Entwicklungserscheinungen der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien, die letztere und diejenige sonstiger Einzelligen als Verjüngung bezeichnet (vgl. l. c, S. 207ff.) und den Befruchtungsvorgang und die Reifungserscheinungen der Eizelle dem Konjugationsvorgang (resp. der Kopulation) gleichgestellt, woraus auch ohne ausdrückliche Bezeichnung der Befruchtungsprozesse als Verjüngung hervorging, daß er letzteren Vorgang in derselben Weise deutete. Van Beneden hat die Ansichten und die Arbeit Bütschlis nicht erwähnt. Dies ist erst in einer späteren Arbeit aus dem Jahre 1884 geschehen.

In demselben Jahre (1880) erschien eine vorläufige Mitteilung und zwei ausführliche Abhandlungen über den Bau des Ovariums, die Ovulation, die Befruchtung und die ersten Stadien der Entwicklung der Fledermäuse. Ich halte mich natürlich an die ausführlichen Abhandlungen und bemerke, daß die vorläufige Mitteilung augenscheinlich nur ein Auszug aus diesen war, da sie mit einem Teil derselben fast gleichen Wortlaut hat. Die Untersuchungen über Reifung, Befruchtung und Furchung sind zusammen mit Julin ausgeführt, diejenigen über den Bau des Ovariums von van Beneden allein. Diese kamen zuerst, jene folgten nach.

Die Studie über den Bau des Eierstockes von Vespertilio murinus und Rhinolophus ferrum-equinum bildete die Einleitung zu den Untersuchungen über die Embryonalentwicklung der Fledermäuse. Sie wurde an den Ovarien vollständig erwachsener Tiere angestellt, die im April und Mai eingesammelt worden waren und entweder unmittelbar vor der Konzeption standen oder schon trächtig waren.

Ich hebe aus ihr nur solche Angaben heraus, die auch heute noch von Interesse und Bedeutung sind. Dazu gehört vor allem die Stellungnahme van Benedens zu der Frage, ob das Ovarium eine Serosa besitze oder nicht. Im Gegensatz zu Waldeyer (Eierstock und Ei) hielt er die oberflächliche Bekleidung des Ovariums für eine Serosa, also für einen Teil des Peritoneums; er schrieb also dem Eierstock einen Peritonealübergang zu und meinte, man dürfe heute nicht mehr annehmen, daß ein prinzipieller Unterschied zwischen einem Epithel und einem Endothel bestehe. So kam er also dazu, eine Serosa ovarica propria („une séreuse ovarique propre") zu unterscheiden (S. 483). Ferner gab er an, daß das Ende des Ligamentum ovarii proprium zu einem aus glatten Muskelfasern bestehenden Muskel umgebildet sei, der allerdings nicht ins Ovarium selbst eintrete; diesem Muskel schrieb er eine Bedeutung für das Bersten der Graafschen Follikel und die Überleitung der Eier in den Ovidukt zu. — Merkwürdig ist die Angabe, daß das Endothel der Art. uterina ein geschichtetes Epithel sei, dessen oberflächliche Zellen ziemlich regelmäßige kubische Formen haben. — Was die Schichtung des Ovariums betrifft, so hatte Waldeyer, der das Ovarium statt von einer Serosa von einer Mucosa überzogen sein ließ, eine Zona parenchymatosa und eine Zona vasculosa unterschieden; jene verglich er mit der Drüsenmucosa, diese mit dem submucösen Bindegewebe. Diesen Vergleich weist van Beneden zurück, behält aber die Ausdrücke bei und sagt, daß sie auf die Verhältnisse bei der Hufeisennase Anwendung finden können, bei der gemeinen Fledermaus fehle dagegen eine Zona vasculosa. — Des weiteren ist von Interesse, daß das Keimepithel bei der Hufeisennase ein einschichtiges kubisches oder zylindrisches Epithel, bei der gemeinen Fledermaus (murin) dagegen ein geschichtetes, aus zwei, drei oder selbst vier Lagen bestehendes Epithel sein soll. Auch Primordialeier kommen in diesen vor, um die die Zellen wie die Zellen eines Follikels gruppiert sein können. Übrigens trete zuweilen an Stelle des mehrschichtigen Epithels ein einschichtiges Plattenepithel auf, das einem Endothel ähnlich sehe. Daraus schließt van Beneden, daß der Unterscheidung von His zwischen Epithel und Endothel jede prinzipielle Wichtigkeit fehle.

Aus der Beschreibung der Graafschen Follikel hebe ich als besonders wichtig heraus, was van Beneden über die sog. multilokulären Follikel sagt. Solche Follikel waren schon von anderen Seiten,

so von Schrön und Wagener, beschrieben worden. Van Beneden fand sie im Ovarium der Hufeisennase, dagegen nicht in dem der gemeinen Fledermaus (murin). Dabei ist interessant, daß — was bis dahin noch nicht beschrieben war — die von einer Zona pellucida umgebenen Eier unmittelbar aneinanderliegen können, ohne durch epitheliale Scheidewände voneinander getrennt zu sein. Dies führt ihn zur Untersuchung der Frage nach dem Ursprung der Zona pellucida. Aus der Tatsache, daß in solchen multilokulären Follikeln die Eier unmittelbar aneinanderstoßen können und daß dabei an den Berührungsflächen die Zona pellucida genau so gebildet ist, wie im sonstigen Umfang der Eizelle, schließt van Beneden: 1. daß die Zona pellucida vom Ei stammt und nicht vom Follikelepithel, und 2. daß die Granulosazellen an der Bildung des Dotters nicht beteiligt sind. Meiner Ansicht nach ist der zweite Schluß nicht gerechtfertigt, da ja die Eier selbst in solchen multilokulären Follikeln in großer Ausdehnung direkt an die Granulosazellen anstoßen, so daß also von hier aus die Beteiligung an der Dotterbildung erfolgen kann. Waldeyer war, wie schon früher erwähnt, der Ansicht, daß an der Bildung des Dotters die Granulosazellen beteiligt seien, und er hat daraus den Schluß gezogen, daß das „reife Säugetierei keine einfache Zelle, sondern eine zusammengesetzte Bildung“ sei. Darin war er entschieden zu weit gegangen und van Beneden hatte gewiß recht, wenn er ihm gegenüber an dem Satze festhielt, daß das Ei eine einfache Zelle sei. Dagegen war andererseits auch van Beneden insofern im Unrecht, als doch immerhin eine Zelle Substanz oder Nahrung von anderen Zellen zugeführt bekommen kann, ohne dadurch den Charakter einer einfachen Zelle zu verlieren (s. darüber S. 516).

Was den Dotter betrifft, so hatte van Beneden schon in der Arbeit über die Entwicklung des Kaninchens aus demselben Jahre (1880) drei Schichten im Dotter unterschieden (masse médullaire, couche intermédiaire und couche corticale du vitellus). Die masse médullaire stellt offenbar den „Dotterkern“ dar; sie wird übrigens von van Beneden auch noyau médullaire genannt. Die couche intermédiaire soll nach van Beneden dem gelben Dotter des Vogeleies entsprechen; an ihrer Bildung soll der Markkern (Dotterkern) gar nicht beteiligt sein; diese von Pflüger und Waldeyer ausgesprochene Ansicht wird ausdrücklich bestritten. (Dazu bemerke ich,

daß van Beneden den Dotterkern Balbianis bei dieser Gelegenheit gar nicht erwähnt, also auch den Markkern des Fledermauseies damit nicht vergleicht.) Schon ganz junge Eier zeigen eine deutliche Polarität (S. 521). Auf die Beschreibung des Baues des Keimbläschens, sowie auch auf diejenige der Follikelatresie gehe ich nicht näher ein.

Den Schluß der Arbeit bildet ein Kapitel über das System der Markstränge (Système des cordons médullaires). Bekanntlich stammt der Name „Markstränge" von Waldeyer, der sie aus dem Geschlechtsteil des Wolffschen Körpers entstehen ließ und für die Homologa der Tubuli seminiferi des Hodens hielt. Mit zunehmendem Alter sollen sie allmählich atrophieren. Braun beschrieb die Stränge von den Reptilien unter dem Namen Segmentalstränge. Er leitete sie ebenso wie Balfour vom Epithel der Malpighischen Körperchen der Urniere ab. Bei der gemeinen Fledermaus nun fand sie van Beneden enorm entwickelt und das Organ in allen Richtungen durchziehend. Er beschreibt solide, dichotomisch geteilte Stränge, sowie auch tubulöse, hohle, ganz wie Drüsenschläuche gebaute, die in der Nähe des Hilus und des von ihm sog. netzförmigen Körpers liegen. Diese tubulösen Stränge setzen sich einerseits in die soliden Stränge fort, andererseits in die Kanäle des netzförmigen Körpers, wobei der Übergang plötzlich erfolge. Den netzförmigen Körper beschreibt van Beneden als einen stets am Hilus gelegenen, aus netzförmig miteinander verbundenen Schläuchen bestehenden Körper. Die durch besondere Weite ausgezeichneten Schläuche des Parovariums sind von Flimmerepithel ausgekleidet und van Beneden konnte einige von ihnen, die ganz in der Nähe des netzförmigen Körpers gelegen waren, sich in die Kanäle dieses Körpers öffnen sehen. Er ist daher der Ansicht, daß alle angeführten Schläuche und Stränge Teile eines und desselben Organsystems seien. Er glaubt, daß die Schläuche, die in Beziehung zu den Marksträngen stehen, die Homologa des Epoophorons von Waldeyer seien und daß die Gesamtheit aller derjenigen, die nicht direkt mit dem Ovarium in Beziehung stehen, als Paroophoron zu bezeichnen sei.

Nun läßt van Beneden noch einen Vergleich mit den Teilen des Hodens folgen. Das Rete testis wird mit dem corps réticulé, die tubulösen Stränge werden mit den Tubuli recti und die soliden Stränge mit den Tubuli contorti (seminiferi) verglichen.

Des weiteren werden die hohlen flimmernden Schläuche des „Parovarium“ mit den Vasa efferentia testis und den Coni vasculosi des Nebenhodens (van Beneden sagt der Parepididymis) verglichen. Endlich wirft van Beneden noch die Frage auf, ob man es hier mit Analogien oder mit Homologien zu tun habe; er meint, die Entscheidung könne nur die Entwicklungsgeschichte bringen. Dies ist auch meine Ansicht. Solche Spekulationen, wie die hier angeführten, haben nur einen sehr bedingten Wert; über Fragen, die sich durch direkte Beobachtung entscheiden lassen, soll man nicht des langen und breiten spekulieren. Immerhin muß anerkannt werden, daß van Beneden durch diese Arbeit die große Lücke, die er seinerzeit in den Recherches sur la Composition et la signification de l'œuf gelassen hatte, einigermaßen auszufüllen suchte.

Dies gilt auch zum Teil von den zusammen mit Julin herausgegebenen „Observations sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'œuf chez les Cheiroptères“. Allerdings waren, wie die Autoren selbst sagen, auch jetzt noch ihre Beobachtungen über die Reifung sehr unvollständig.

Van Beneden kommt zunächst nochmals auf seine Untersuchungen über die Reifung des Eies beim Kaninchen zu sprechen. Da gerade diese Untersuchungen eine der wichtigsten Etappen van Benedens über Reifung und Befruchtung bilden und die bei denselben gewonnenen Erfahrungen in mancher Hinsicht den Schlüssel für das Verständnis seiner späteren Ansichten bilden, so will ich aus der Zusammenstellung der Resultate, die van Beneden gibt, das Wichtigste hervorheben. Zuerst betont er, daß er mit Sicherheit erkannt habe, daß der pronucléus femelle aus dem Purkinjeschen Bläschen hervorgehe; daß das gleiche, wenigstens zum Teil, von den Richtungskörperchen gelte; daß die Zurückziehung (retrait) des Dotters gleichzeitig mit der Austreibung des ersten Richtungskörperchens beginne; daß sich am Ende des Aufenthaltes des Eies im Ovarium auf Kosten der äußeren Schicht des Dotters eine Membrana vitellina bilde; daß alle aufgezählten Phänomene vor dem Bersten des Follikels und unabhängig von der Befruchtung sich vollziehen; und daß sich endlich die Zurückziehung des Dotters nach der Ausstoßung des Eies und der Austreibung des zweiten Richtungskörperchens im Oviduct vollende. Bei den Fledermäusen finde man nicht bloß im Frühjahr, sondern schon im Winter und zu Anfang der kalten Jahreszeit im Ovarium Follikel, welche augenscheinlich

schon die Charaktere der Reife erkennen lassen. Indessen sei es hier noch schwieriger, den Verlauf der Reifung zu untersuchen als beim Kaninchen.

Van Beneden und Julin teilen die Beobachtungen mit, die sie in dieser Hinsicht angestellt haben und schließen aus ihnen, daß auch hier das Schwinden des Keimbläschens, der Beginn der Zurückziehung des Dotters, die Bildung des weiblichen Vorkerns, die Austreibung des ersten Richtungskörperchens, das sich vielleicht später teile, schon im Ovarium vor der Befruchtung erfolgen und daß diese Phänomene die Reifung des Eies charakterisieren. — Schon aus den in der vorläufigen Mitteilung vom Jahre 1875 mitgeteilten Tatsachen schloß van Beneden, daß sich die Fledermäuse vor Eintritt des Winterschlafes paaren, daß die Spermatozoen bis zum Ende des Winters lebend im Uterus verweilen, daß das Ei vor Eintritt der kalten Jahreszeit zur Reife gelange, daß es während des Winters befruchtet werde, aber daß die eigentliche Embryonalentwicklung erst im Frühjahr beginne. Während des Winters finde man im Uterus eines jeden Weibchens eine Menge Spermatozoen; solche finden sich auch im Eileiter. Die Eier, die man während des Winters im Oviduct finde, zeigen immer dieselben Charaktere: Der Dotter sei mehr oder weniger zurückgezogen, im perivitellinen Raum seien gewöhnlich drei Polkörperchen vorhanden und der Dotter enthalte die zwei Vorkerne; ihre Gegenwart dürfe als charakteristisch für das befruchtete Ei angesehen werden. Bei den Fledermäusen seien also ähnliche Erscheinungen zu beobachten, wie nach Bischoff beim Reh. Die Pause in der Entwicklung trete bei den Fledermäusen bald nach der Befruchtung ein. Beim Kaninchen erfolge die Befruchtung im allgemeinen 9 Stunden nach dem Coitus; die Furchung beginne 10—12 Stunden später und ungefähr 70 Stunden nach der Kopulation oder 60 nach der Befruchtung sei die Furchung beendigt und es erscheine die Höhle der Blastocyste. Bei den Fledermäusen scheine die Kopulation in allen Fällen der Ovulation vorauszugehen und die Entleerung des Eies scheine nie vor Beginn des Winterschlafes stattzufinden. In der Zeit von Ende Dezember bis Mitte April fanden van Beneden und Julin im Oviduct der verschiedenen Arten alles in allem nur sechs Eier in Furchung, dagegen nicht gefurchte mehr als 50. Die Eier in Furchung wurden Ende März und während des April gefunden. Die Ovulation könne nicht bloß im März, sondern bereits im Februar, Januar, ja sogar

im Dezember erfolgen. Vielleicht sei die Erniedrigung der Temperatur während des Winterschlafes die Ursache der Hemmung der Entwicklung (van Beneden und Julin teilen jedoch nicht mit, bis zu welchem Grade die Körpertemperatur während des Winterschlafes erniedrigt werde), ähnlich wie eine Erniedrigung der Temperatur auch bei den Amphibien, Fischen und anderen Tieren verlangsamend auf die Entwicklung wirke. Alles in allem glaubt van Beneden, die im Jahre 1875 gezogenen und veröffentlichten Schlüsse gegenüber den Einwürfen, die von Benecke, Eimer und Fries dagegen erhoben wurden, aufrecht halten zu können, indem er zugleich die Widersprüche zu erklären sucht. Was endlich noch das befruchtete Ei betrifft, so teilen van Beneden und Julin mit, daß, wie schon erwähnt, gewöhnlich drei Polkörperchen vorhanden seien; sie seien durch ihre sehr bedeutende Größe ausgezeichnet. Oft finde man in der Nachbarschaft der Richtungskörper mehr oder weniger voluminöse und an Quantität variable Granulationen. — Vor der Befruchtung sei der animale („germinative“) Pol des Eies häufig von einer hellen Substanz eingenommen, der die von van Beneden schon früher einmal so genannte „lentille cicatricule“ bilde. Diese sehe man auch noch im befruchteten Ei; beim Kaninchen bilde sich in ihr der männliche Vorkern. Van Beneden nimmt an, daß dasselbe bei der Fledermaus der Fall sei. Fast immer seien zwei Vorkerne zu sehen; meistens seien sie einander sehr ähnlich; manchmal sei aber auch der eine etwas kleiner als der andere. Nur in einem einzigen Ei waren die beiden Vorkerne konjugiert.

Die weiteren Beobachtungen betreffen die Furchung und Bildung der Vesicula blastodermica; sie sollen erst im 5. Kapitel, welches die Arbeiten über die Entwicklung der Säugetiere behandeln wird, zur Sprache kommen. —

Und nun beginnen die Arbeiten über Ascaris megalocephala, die bekanntlich von fundamentaler Bedeutung für die Lehre von der Reifung und Befruchtung des Eies und von der Zellteilung werden sollten. Den Anfang machte eine kleine Abhandlung über den weiblichen Geschlechtsapparat von Ascaris meg., der dann alsbald die berühmten „Recherches sur la Maturation de l'œuf et la Fécondation“ folgen sollten. Diese beiden Arbeiten hat van Beneden zu einem Buche vereinigt, das den Titel führt: „Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division

cellulaire"[1]). Diesen beiden Abhandlungen folgte dann im selben Jahre eine kleine, zusammen mit Julin herausgegebene Abhandlung über die Spermatogenese von Ascaris megalocephala und schließlich im Jahre 1887 die zusammen mit Neyt publizierten „Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride megalocéphale", die als „Communication préliminaire" bezeichnet wurden. Man kann darüber im Zweifel sein, ob man den alten oder den neuen Recherches den Vorrang einräumen solle; ich meinerseits ziehe fast die neuen vor; sie sind in mancher Hinsicht klarer und bestimmter als die alten, und zeigen, daß van Beneden in den drei Jahren, die seit dem Erscheinen der größeren Arbeit vergangen waren, den Gegenstand noch gründlicher durchdacht und erwogen hatte[2]).

Über die erste Arbeit, die gewissermaßen eine Einleitung zur eigentlichen Monographie bildet, will ich mit wenigen Worten hinweggehen. Sie enthält eine sehr sorgfältige Beschreibung des mikro- und makroskopischen Baues der weiblichen Geschlechtsorgane, die gewiß schon vielen, die sich mit dem gleichen Thema beschäftigt haben, sehr willkommen war. Sie ist auch heute noch durchaus lesenswert. Wie schon vor langer Zeit Siebold u. a., teilte auch van Beneden, allerdings mit einigem Vorbehalt, den Genitalapparat in vier Abschnitte ein: Ovarium, Oviduct, Uterus und Vagina. Sodann werden die einzelnen Abschnitte und ihre Funktionen genauer geschildert. Hinsichtlich des Ovariums ist die Beschreibung der Bildung der Eier und ihres Verhältnisses zur Rhachis, sowie der Ablösung von dieser von Interesse. Das gleiche gilt von ihrem Verhalten im Oviduct, von der Bildung der „plaque d'imprégnation" usw. — Wie jetzt wohl jeder Embryologe weiß, vollzieht sich die Konjugation der Geschlechtsprodukte am oberen Ende des Uterus. Man könne, meint van Beneden, diesen Abschnitt des Geschlechtsapparates mit Leuckart als Samentasche (poche copulatrice) bezeichnen; vom anatomischen Standpunkte aus aber rechtfertige

[1]) Diese Buchausgabe ist selbständig paginiert (424 Seiten mit Inbegriff der hier an den Anfang gestellten Table des matières); außerdem aber hat van Beneden auch die beiden Arbeiten in Buchform mit der Paginierung des Archives verschickt. Ich werde im folgenden zuerst die Seitenzahl der Buchausgabe mit selbständiger Paginierung und dann in Klammern diejenige des Archives anführen.

[2]) Der Anteil Neyts beschränkte sich bloß auf die Anfertigung der Photogramme; der wissenschaftliche Teil der Arbeit stammt ausschließlich von van Beneden.

sich eine solche Unterscheidung nicht. Wie heute gleichfalls jeder Embryologe weiß, zeigen in der Nachbarschaft der Vagina die meisten Eier zwei Vorkerne; manchmal sind dieselben zu einem „ersten Embryonalkern“ miteinander verschmolzen.

Von größerem Interesse ist dann noch die Differenzierung der Epithelien des unteren Drittels des Oviductes in eine basale Platte und in terminale Papillen, wobei die basalen Platten Fibrillen enthalten, die sich aus einer Zelle in die benachbarte fortsetzen. Dieses Epithel geht ganz allmählich in das des Uterus über und beide sind nach demselben Typus gebaut. Van Beneden meint, es habe wahrscheinlich die Funktion eines Drüsenepithels (S. 123 [29]). Von den Papillen des Uterusepithels heißt es dann später (S. 134 [40]), daß sie wahrscheinlich nach Art von Pseudopodien funktionieren und dazu dienen, die Spermatozoen gewissermaßen einzufangen. Indem van Beneden darauf hinweist, daß man im unteren Drittel des Uterus in dessen freier Höhle keine Spermatozoen findet, sondern nur noch zwischen den basalen Enden der Epithelzellen, meint er, man müsse dem Epithel zweierlei Funktion zuschreiben: eine sekretorische und eine solche, die die Hinaufbeförderung der Spermatozoen nach der „Samentasche“ bezwecke. Von größerem morphologischem Interesse ist das überaus schöne und typische Muskelepithel, das van Beneden mit dem der Cölenteraten vergleicht (S. 132 [38]).

Und nun gehe ich zur eigentlichen Monographie über. Aus der historischen Einleitung hebe ich als nicht uninteressant hervor, daß van Beneden gegen O. Hertwig in Beziehung auf die Theorie der Befruchtung sehr energisch Prioritätsansprüche erhebt. Diese Tatsache lehrt, daß man damals nicht so scharf wie heute zwischen der morphologischen und chemischen Seite der Frage unterschied. Offenbar war van Beneden dieser Unterschied, obwohl er bereits (1884) imstande war, die Theorie O. Hertwigs sehr wesentlich zu erweitern, nicht ganz klar zum Bewußtsein gekommen, sonst hätte er unmöglich seine Prioritätsansprüche so formulieren dürfen, wie es tatsächlich von ihm geschehen ist. Der Sachverhalt war folgender: Im Jahre 1870 hatte van Beneden im Ei des Kaninchens und der Fledermaus vor dem Beginn der Furchung zwei Kerne gefunden, von denen er meinte, daß sie durch Teilung des Keimbläschens entstanden seien. Im Jahre 1875 konnte er dann die beiden Kerne und ihre Entstehung genauer beschreiben. Er meinte jetzt, daß sich die Spermatozoen (und zwar wohl mehrere) in der Rinden-

schicht des Eies auflösen und daß dann aus dem betreffenden Teil des Dotters, der die Substanz der aufgelösten Spermatozoen enthalte, ein Kern, nämlich der männliche Vorkern, bilde. Der zentrale oder weibliche Vorkern dagegen entstehe aus Teilen ovulären Ursprunges[1]). Die beiden Kerne treten dann miteinander in Konjugation. Die Worte van Benedens lauten: „Je crus pouvoir déduire de mes observations que le noyau périphérique se forme, chez le lapin, aux dépens de la substance constitutive des zoospermes, tandis que le noyau central est d'origine ovulaire, et j'exprimai l'opinion qu'il s'agit, dans la fusion des deux élements nucléaires d'un phénomène de conjugaison entre noyaux présentant des caractères sexuels différents" (S. 268 [52]). Dagegen glaubte Oskar Hertwig den von ihm so genannten Spermakern (oder den van Beneden so genannten männlichen Vorkern) direkt vom Kopf eines eingedrungenen Spermatozoons ableiten zu können; er zeigte, daß zur Befruchtung nicht mehr als ein Spermatozoon verwendet werde und daß der Kopf desselben sich nicht im Ei auflöse, sondern direkt zum Spermakern werde. Den Eikern (weiblichen Vorkern van Benedens) glaubte er anfangs vom Keimfleck ableiten zu müssen. Die Feststellungen Hertwigs waren also doch sehr wesentlich andere als diejenigen van Benedens, ja, es bestand ein prinzipieller Unterschied zwischen der ersten Theorie van Benedens und derjenigen Hertwigs. Jene war, wie schon früher erwähnt, eine chemische, diese eine morphologische. Nach van Beneden bestand zwischen männlichem Vorkern und Spermatozoon keine Kontinuität in morphologischem Sinne, sondern nur eine solche in chemischem; nach Hertwig dagegen ging der wesentliche Teil des Spermatozoons direkt, ohne sich aufzulösen und dadurch seine morphologische Individualität aufzugeben, in den Spermakern über. Durch diese Annahme war durchaus nicht ausgeschlossen, daß die chemische Zusammensetzung oder, wenn ich so sagen darf, die Molekularstruktur des Spermatozoons für die weitere Entwicklung und für die Vererbung eine sehr wichtige Rolle spiele. Eine rein chemische Theorie der Befruchtung schließt eine morphologische Betrachtung der Vererbung ganz aus; eine morphologische dagegen schließt eine chemische nicht nur nicht aus, sondern ist geradezu ohne eine solche nicht denkbar. Bei der Befruchtung kommen zwei individuell

[1]) Der Name Pronucléus wurde von van Beneden im Jahre 1875 vorgeschlagen.

voneinander verschiedene Plasmaarten — Individualplasmen, wie sich Fick ausgedrückt hat — zusammen und beide Plasmaarten sind die Träger bestimmter erblicher Eigenschaften; beide sind aber auch an bestimmte morphologische Bestandteile der Zelle gebunden, ohne die sie nicht existieren und wirken können. Niemand hat meines Wissens die chemische Seite der Vererbungsvorgänge klarer und schärfer auseinandergesetzt, als Huppert in seiner bekannten Rektoratsrede. — Später, und zwar schon in seinen Recherches, hat van Beneden seine ursprüngliche Theorie der Befruchtung, ohne dies ausdrücklich zu erwähnen, aufgegeben, indem er den direkten Übergang des Kerns des Spermatozoons in den männlichen Vorkern in durchaus einwandfreier Weise nachwies; und er ist noch insofern über Hertwig und alle seine Vorgänger hinausgegangen, als er zeigte, daß männlicher und weiblicher Vorkern genau gleiche Mengen von Substanz, an gleiche morphologische Grundlagen gebunden, enthalten. —

Auf die historische Einleitung, aus der ich nur die Stelle heraushebe, die auf die Prioritätsansprüche gegen Hertwig Bezug haben, weil eben nur diese von allgemeinerem Interesse ist, folgte eine kurze Beschreibung der Methoden, an deren Schluß van Beneden sagte, daß es ihm „jusqu'à présent" nicht gelungen sei, die Vorkerne gut zu färben. (S. 282 Archiv, S. 66 Separatausgabe.) Dies war ihm aber später gelungen, wie er auf Seite 476 des Archives (S. 260 der Separatausgabe) hervorhebt. Ferner schreibt er auf Seite 498 (bezw. 282): „Il y a deux mois environ, à la fin d'octobre 1883 j'ai constaté que les femelles jetées vivantes dans de l'alcool faible (40° à 50°) et conservées dans ce liquide pendant des mois, fournissent un matériel admirable pour l'étude des problèmes dont il me reste à m'occuper pour terminer ce mémoire". Aus diesen an sich ziemlich gleichgültigen Bemerkungên geht mit Sicherheit hervor, daß mehr als ein Drittel der Arbeit — und zwar, wie mir scheint, gerade das wichtigste — erst aus dem Ende des Jahres 1883 oder vielleicht zum Teil sogar aus dem Anfang des Jahres 1884 stammt. Die Monographie erschien dann, wie aus einer Bemerkung van Benedens in der Streitschrift gegen Guignard aus dem Jahre 1889 hervorgeht, im April 1884. Nichts desto weniger trägt sowohl der betreffende Band des Archivs als die Separatausgabe die Jahrzahl 1883. Dies ist zur Beurteilung gewisser Fragen nicht ohne Wichtigkeit; ich werde später noch darauf zurückkommen.

Bald nach dem Erscheinen der Recherches hat Flemming im „Biol. Centralblatt“ (5. Band, Nr. 6) ein ausführliches kritisches Referat derselben veröffentlicht (16 Seiten lang), dem ich hier um so lieber einen breiten Platz einräume, als van Beneden, wie gesagt, in seinem Testamente den Wunsch geäußert hatte, es möge Flemming zusammen mit mir die kritische Analyse seiner Arbeiten schreiben.

Hier sollen zunächst nur die einleitenden Worte Flemmings angeführt werden. Sie lauten: „Das Buch van Benedens nimmt unter den Fortschritten, welche die Lehre vom Leben der Zelle und speziell der Eizelle jetzt in raschem Tempo macht, eine besonders hervorragende Stelle ein. Begrenzt auf die Erforschung der Eireifung und Spermabildung, Befruchtung und Eiteilung bei einem Nematoden, Ascaris megalocephala des Pferdes, gibt es ein glänzendes Beispiel dafür ab, wie gerade durch Vertiefung in ein einzelnes Objekt die Kenntnis dieser Vorgänge gefördert werden kann, wenn dieses Objekt günstig gewählt ist und mit der Sachkenntnis, dem Talent und Geschick bearbeitet wird, über die ein Forscher wie van Beneden verfügt.“

Im ersten Kapitel behandelt van Beneden das Ei und seine Veränderungen während der ersten Periode der Reifung, sowie den Bau der Spermatozoen. Zur ersten Periode der Reifung rechnet van Beneden alle Veränderungen, welche das Ei zur Aufnahme eines Spermatozoons vorbereiten. Die zweite Periode der Reifung umfaßt dagegen alle Phänomene, die auf den Eintritt des Spermatozoons folgen und mit der Bildung der Richtungskörperchen und der perivitellinen Hüllen verknüpft sind. — Wie aus seinen Bemerkungen auf S. 71 (Arch. S. 287) klar hervorgeht, ließ sich van Beneden bei seinen Untersuchungen über den Bau des Eies von Ascaris von Ideen leiten, wie sie zuerst von mir in meinen Arbeiten über die Entwicklung der Malermuschel (1876) und der Tellerschnecke (1879) und von Hatschek in seiner Arbeit über die Entwicklung von Teredo (1880) geäußert wurden, wie er sie dann selbst durch seine Untersuchungen über die Furchung von Corella parallelogramma im Herbst 1880 bestätigt fand und wie sie endlich für das Ei der Wirbeltiere, unmittelbar vor den „Recherches“ von Roux (1883) und Rauber (1883) ausgesprochen worden waren. Er legte sich also die Frage vor, ob schon das ungefurchte und unbefruchtete Ei von Ascaris die künftigen Regionen des Körpers: rechts

und links, dorsal und ventral, vorn und hinten, unterscheiden lasse? Und nun weist er schon am ungefurchten, unreifen Ei eine heteropole morphologische Achse nach, deren einen Pol, an dem das Spermatozoon eindringt, er als pôle d'imprégnation, deren anderen er als pôle neutre bezeichnet. Das Ei vergleicht er mit einem Augapfel (globe de l'œil), die der Cornea entsprechende Vorwölbung nennt er région parapolaire und die diese umgebende Furche cercle parapolaire. Der Dotter lasse eine hellere Rindenschicht und eine dunklere Markmasse unterscheiden. Und nun wird der Dotter genauer beschrieben. Im Protoplasma des Eies seien hyaline Kugeln (sphères hyalines), homogene Tröpfchen (gouttelettes homogènes) und lichtbrechende Körperchen (corpuscules refringents) zu unterscheiden. Die letzteren seien in der Rindenschicht des Dotters oft in radiären Reihen angeordnet, wodurch sie zur radiären Streifung des Eies beitragen. Denke man sich alle diese Einschlüsse weg, so stelle das Protoplasma ein netzförmiges Gerüst dar, das aus vielfach miteinander anastomosierenden Bälkchen und Plättchen einer fein punktierten Substanz bestehe. Diese Substanz werde zum Teil von Fibrillen, zum Teil von einer interfibrillären Masse zusammengesetzt. Die Fibrillen zeigen knötchenförmige Anschwellungen, die van Beneden mit dem Botaniker Hanstein Mikrosomen nennt (S. 387, 573), und wenn, wie dies zuweilen vorkomme, die Knötchen benachbarter Fibrillen einander in ihrer Lage entsprechen, so sehe ein solches Fibrillenbündel quergestreift aus. Es sei möglich, daß die Knötchen oder Körnchen benachbarter und parallel laufender Fibrillen durch quer verlaufende Fibrillen miteinander verbunden seien. Die Fibrillen zeigen namentlich in der Peripherie des Eies häufig eine radiäre Anordnung, die wahrscheinlich auf die Existenz einer radiären Struktur des Protoplasma selbst zu beziehen sei. So gibt van Beneden hier eine Theorie des Baues des Protoplasmas, die in vieler Beziehung mit der bekannten Theorie Flemmings übereinstimmt, aber doch ziemlich weit über diese hinausgeht. Meine später (1889) aufgestellte Hypothese der Zentrierung der Fibrillen des Protoplasmas zeigt insofern mit der Theorie van Benedens eine Übereinstimmung, als beide im allgemeinen radiäre Anordnung der Fäden für etwas Ursprüngliches halten; nur geht meine Hypothese noch insofern darüber hinaus, als sie die Fibrillen von zwei Seiten her in gleicher Stärke an einen Zentralkörper oder eine zentrale Partie des Protoplasmas herantreten läßt und auf diese Weise die

Annahme einer seitlichen Symmetrie mit der Struktur des Protoplasmas in Einklang zu bringen sucht. Wie wir übrigens gleich sehen werden, wurde auch von van Beneden eine bilaterele Symmetrie der Zelle angenommen. Wenn aber dann ferner van Beneden meint, die radiäre Struktur des Dotters sei von den Strukturphänomenen, die im Moment der Kernteilung im Protoplasma in die Erscheinung treten, total verschieden, so kann ich ihm hierin nur zum Teil folgen; nämlich nur insofern, als ich die Ansicht van Benedens eventuell für die Mantelfasern und die Zentralfasern der Kernspindel gelten lassen kann, dagegen nicht für die Polstrahlen; diese leite ich direkt von den Fibrillen der sog. ruhenden Zelle ab. Des weiteren teilt van Beneden mit, daß die Reifungserscheinungen des Eies in der ersten Periode hauptsächlich in Differenzierungsvorgängen der Dottersubstanz am Imprägnationspol bestehen. Die Eier aus der unteren Portion des Ovariums zeigen eine ganz andere Form als die Eier im Oviduct; sie haben die Form von Keulen (massues), an denen van Beneden ähnlich wie an den Spermatozoen einen Kopf und einen Schwanz oder Stiel unterscheidet. Der Dotter zeige bereits dieselbe Zusammensetzung wie im reifen Ei. Die radiären Streifen scheinen zu dieser Zeit nicht gegen einen zentralen Punkt, sondern gegen eine zentrale Achse zu konvergieren. Eine Dottermembran fehle zu dieser Zeit. Der Kopf der Keule werde sodann breiter und bilde sich zu einem Ovoid um, dessen Längsachse senkrecht zur Achse der Keule gerichtet sei. Zu dieser Zeit zeige das Ei eine deutliche bilaterale Symmetrie (une symmétrie bilatérale manifeste). Die den Kopf der Keule bildende Masse werde allmählich zur Rindenschicht des reifen Eies, die Substanz des Schwanzes dagegen zur Marksubstanz. Am Ende des Schwanzes erscheine eine besonders geartete Platte, die van Beneden als disque polaire bezeichnet. Diese Platte bestehe aus einer hyalinen körnchenfreien Substanz und weise eine deutliche senkrechte Streifung auf. Sie werde allmählich dicker und bilde dann eine plankonvexe oder bikonvexe Linse. Später zeige die Platte, der disque polaire in der Mitte eine Unterbrechung, die von einer hellen, nicht gestreiften Substanz eingenommen werde. Diese bilde den Imprägnationspfropf (bouchon d'imprégnation). Derselbe nehme einen der Pole des Eies ein und nur an dieser Stelle könne ein Spermatozoon eindringen. Die Dottermembran, die sich mittlerweile gebildet habe, zeige an dieser Stelle eine Unterbrechung, so daß also hier eine Mikropyle bestehe, die vom Imprägnations-

pfropf verschlossen werde. Die früher erwähnte morphologische Achse des reifen Eies entspreche nun der ursprünglichen Achse des Eies, zur Zeit, wo dieses noch die Form einer Keule zeige[1]). Was die Dotterhaut (membrane vitelline) betreffe, so könne, sagt van Beneden, darüber kein Zweifel sein, daß sowohl die Ovarialeier, als die Eier in der ganzen oberen Partie des Oviducts membranlos sind und keine Mikropyle besitzen. Dagegen seien die Eier zur Zeit, wenn sie befruchtet werden sollen, von einer Membran umgeben; dem Auftreten derselben gehe während des Durchtrittes der Eier durch die untere Hälfte des Oviducts die Bildung einer resistenten Schicht in der Peripherie des Dotters voraus. Die Bildung der Dotterhaut sei ein Phänomen der Reifung und nicht eine Folge der Imprägnation; es gehe dies daraus hervor, daß bei Weibchen, die nicht befruchtet sind und deren Geschlechtsorgane nicht ein Spermatozoon enthalten, alle Eier in der oberen Partie des Uterus eine isolierbare Dotterhaut zeigen, ganz als ob eine Befruchtung stattgefunden hätte. Im Bereiche des Imprägnationspfropfes fehle die Dotterhaut.

Von besonderer Wichtigkeit sind die Ergebnisse van Benedens über den Bau des Keimbläschens, denn mit ihnen hängen wieder diejenigen über die Bildung und Bedeutung der Richtungskörperchen aufs innigste zusammen. In den keulenförmigen Eiern liege das Keimbläschen fast immer in der Hauptachse oder ganz nahe neben derselben, und zwar näher dem neutralen, als dem Imprägnationspol, und immer in der Markmasse. Dasselbe gelte auch noch vom reifen Ei, abgesehen davon, daß es vom Imprägnationspol weniger weit entfernt sei. Das ungefähr kugelige Keimbläschen enthalte einen oft rundlichen, manchmal ovalen Keimfleck (Nucleolus des Eies); dieser liege immer ganz nahe der Peripherie des Keimbläschens deutlich abgegrenzt. Diese differenzierte Partie des Keimbläschens nennt van Beneden Prothyalosom. Dasselbe spiele bei der Bildung der Richtungskörperchen ein wichtige Rolle; den Rest des Keimbläschens nennt van Beneden Portion accessoire; in dieser Portion kommen fast immer kleine Körperchen vor, die bei der Reifung des Eies keine Rolle spielen und wohl für Analoga von Pseudonucleolen gelten können. An der Oberfläche sei das Keimbläschen von einer deutlichen Membran umgeben, und das Innere dürfte aus einer flüssigeren Substanz

[1]) Van Beneden glaubt, daß der „Dotterhügel" Selenkas vielleicht dem entspreche, was er selbst als Imprägnationspfropf bezeichnet habe.

bestehen als die Wand oder couche corticale. Van Beneden nimmt an, daß das Keimkörperchen aus zwei nebeneinander liegenden vierseitigen Platten bestehe, von denen jede aus vier chromatischen Kügelchen (globules chromatiques) zusammengesetzt sei; die Platten seien untereinander durch eine weniger färbbare Substanz verbunden. Im Hyalosom sehe man schon vor der Befruchtung Spuren einer aus achromatischen Fibrillen bestehenden Spindel; diese Fibrillen gehen von den chromatischen Platten aus. Eine einem Knäuel ähnliche Anordnung der chromatischen Substanz des Keimkörperchens hat van Beneden nie beobachtet.

Die akzessorische Portion des Keimbläschens setzt sich aus einer resistenteren, mit der Membran verbundenen Rindenschicht und einem flüssigen Inhalt zusammen; dieser letztere trete ungefähr um die Zeit, zu der das Spermatozoon in Kontakt mit dem Ei komme, aus dem Keimbläschen aus, das infolgedessen eine bedeutende Verkleinerung erfahre und eine unregelmäßige Form annehme. Die Kernmembran und ein Teil der akzessorischen Portion des Keimbläschens, sowie die Membran des Prothyalosoms lösen sich in feine durch Fäden miteinander verbundene Körnchen auf und werden dem protoplasmatischen Gerüstwerk sehr ähnlich. Die akzessorische Portion werde dann zum großen Teil zu einer Platte (lame) reduziert, die den vertikalen Schenkel eines T bilde, dessen horizontaler Schenkel von dem Prothyalosom dargestellt werde.

Zu dieser Darstellung bemerkt Flemming mit Recht, daß sie so viel Neues und Überraschendes enthalte, daß eine weitere Prüfung unbedingt notwendig sei. Dies ist nun allerdings später zum Teil geschehen; aber trotzdem kann die Frage nach dem Bau des Keimbläschens zu dieser Zeit seiner Entwicklung noch nicht als gelöst gelten.

Nun folgt eine sehr genaue Beschreibung der Spermatozoen, wie man sie im Uterus der befruchteten Weibchen findet. Von der von Leuckart so genannten Samentasche, in welcher die Eier geradezu im Sperma schwimmen, war bereits die Rede. Wohl mit Recht bemerkt van Beneden, daß die Spermatozoen erst im Uterus ihre volle Reife erlangen. Sie zeigen hier sehr lebhafte amöboide Bewegungen. Wie wohl jetzt jeder Embryologe weiß, zeichnen sich die Spermatozoen durch einen sphärischen, sich lebhaft färbenden Kern aus, an dem gewöhnlich nichts von einer Struktur erkennbar ist; nur ab und zu bemerke man, wie van Beneden angibt, in ihm

ein kleines, dunkles nucleolenartiges Körperchen. Dieser homogene Kern scheine ausschließlich aus Chromatin zu bestehen. Und nun unterscheidet van Beneden vier Typen von Spermatozoen, wobei er übrigens bemerkt, daß zwischen ihnen zahlreiche Übergänge existieren und daß er sie nur unterscheide, um sie leichter beschreiben zu können. Diese vier Typen sind: 1. der type sphéroïdal. Hier sehe man um den Kern sehr häufig eine blasse, fein punktierte Schicht (couche périnucléaire), in der die Körnchen gewöhnlich eine radiäre und dabei mehr oder weniger konzentrische Anordnung zeigen. Die Körnchen seien durch Fäden miteinander verbunden. So scheine also die granulierte Masse aus varikösen Fäden von radiärer Richtung zusammengesetzt zu sein[1]). Die Körner eines konzentrischen Kreises scheinen gleichfalls durch Fäden miteinander verbunden zu sein. Hinsichtlich der promorphologischen Verhältnisse sagt van Beneden, das Spermatozoon zeige von einer gewissen Zeit an eine monaxone Symmetrie. 2. Bei der Beschreibung des zweiten Typus, des type pyriforme, hebt van Beneden hervor, daß die radiären Linien nicht gegen den Kern, sondern gegen die Achse des Spermatozoons konvergieren. Dies ist hinsichtlich der Zentrierung des Protoplasmas nicht unwichtig. Wie bei der ersten Form sei auch bei dieser ein homogener Teil des Protoplasmas als Kalotte zu unterscheiden; während diese Kalotte, die die caudale Hemisphäre bedecke, beim ersten Typus der granulierten Masse des Spermatozoons einseitig aufsitze, zeige sie sich beim zweiten Typus zu einem Zapfen verlängert. 3. Den dritten Typus nennt van Beneden type campanuliforme; die homogene Kalotte sei hier noch mehr verlängert, und in ihrer Mitte sei ein dichter Strang (bâtonnet axial) zu erkennen. 4. Der vierte Typus zeichne sich durch seine Kegelform aus, weshalb ihn van Beneden als type conoïde bezeichnet. Das, was dieses Stadium besonders charakterisiere, sei das Auftreten eines massigen Körpers im Schwanz, der von einer sehr stark lichtbrechenden Substanz gebildet sei, die sich mit Pikrocarmin grün färbe. Es ist das der jetzt so genannte Glanzkörper. Dieser lichtbrechende Körper nehme den größten Teil des Schwanzes in Anspruch und erscheine in den reifen Spermatozoen vollkommen homogen. Er sei dem bâtonnet des früheren dritten Stadiums homolog. Van Beneden betrachtet die vier Typen von Spermatozoen nur als vier aufeinander folgende

[1]) Wie Flemming übersetze auch ich das Wort moniliforme mit varikös.

Stadien in der Entwicklung. Zur Befruchtung diene gewöhnlich der vierte Typus, aber keineswegs immer. Und nun läßt van Beneden wieder einen Vergleich der Fibrillen des Protoplasmas mit den Fibrillen der quergestreiften Muskelfasern folgen. In der Zusammenfassung hebt er nochmals hervor, daß ein Spermatozoon von Ascaris 1. aus einer granulierten, den Kern enthaltenden Kopfhälfte (hemisphère céphalique) bestehe, die aus einer perinucleären, fein punktierten Schicht und einer netzförmigen Rindenschicht bestehe; 2. aus einem Schwanz, der in den reifen Spermatozoen einen lichtbrechenden Körper umschließe.

Das 2. Kapitel der Monographie handelt von dem Eindringen des Spermatozoons ins Ei oder Kopulation der Geschlechtsprodukte. Van Beneden schickt zunächst voraus, daß man das Eindringen eines Spermatozoons wohl unterscheiden müsse von der eigentlichen Befruchtung. Diese bestehe der Hauptsache nach in der Bildung der ersten Embryonalzelle (ersten Furchungszelle nach O. Hertwig) auf Kosten des Spermatozoons und des Eies. Das Resultat der Befruchtung sei also die Bildung einer teilungsfähigen Zelle und die Entstehung eines den Erzeugern ähnlichen Individuums (S. 139 [355]). Van Beneden zieht den Ausdruck Kopulation der Geschlechtsprodukte dem Ausdruck Imprägnation vor; darunter sei lediglich die Einführung eines männlichen Elementes ins Ei zu verstehen. Den Ausdruck Konjugation wendet van Beneden nur für die geschlechtliche Zeugung der Protozoen und Protophyten an.

Nun wird die Art des Eindringens des Spermatozoons genau beschrieben. In weitaus der Mehrzahl der Fälle dringe nur ein einziges Spermatozoon ins Ei; bekanntlich wurde diese ungemein wichtige Tatsache zuerst vollkommen einwandfrei von O. Hertwig festgestellt. Das Eindringen erfolge stets am Imprägnationspol; an dieser Stelle zeige die Dottermembran, wie schon erwähnt wurde, eine weite, wahrscheinlich kreisförmige Unterbrechung, eine wahre Mikropyle. Das Spermatozoon befestige sich am Imprägnationspfropf mittels seiner Hemisphère céphalique. Dabei kommt van Beneden wieder auf die Achsenverhältnisse der beiderlei Geschlechtsprodukte zu sprechen; er sagt, Spermatozoon und Ei legen sich mit ihren gleichnamigen Polen aneinander, und ihre Achsen bilden miteinander eine gerade Linie (vorausgesetzt, daß von außen keine Störung erfolgt). Bald nachdem sich das Spermatozoon am

Pfropfe festgesetzt habe, ändere die Hemisphère céphalique ihre Form und werde zylindrisch. Der Imprägnationspfropf ziehe sich allmählich ins Innere zurück, wobei er das Spermatozoon mit sich ziehe. Die den Schwanz des Spermatozoons bedeckende Membran verschließe sodann die Mikropyle des Eies und verschmelze mit der Dottermembran; daraus gehe die Membrane ovo-spermatique hervor. Nun dringe das Spermatozoon tiefer und tiefer in den Dotter ein und dabei zeigen sich an seinem Protoplasma merkwürdige Veränderungen. Die Fibrillen richten sich senkrecht gegen die Fixationsfläche, und das Protoplasma werde stärker färbbar, was auf eine chemische Veränderung desselben hinweise usw.; dagegen werde der Kern des Spermatozoons weniger lichtbrechend und weniger färbbar. Es scheine, daß ein Teil der chromatischen Substanz des Kerns in das Protoplasma übergehe; überdies scheine der Umstand, daß der Kern sein chromatisches Vermögen zum Teil verliere, darauf hinzuweisen, daß er nicht ausschließlich aus Chromatin bestehe, sondern noch ein achromatisches Stroma enthalte. Sodann werden die weiteren Veränderungen des Spermatozoons im Ei, vor allem seine Verkürzung und die Verkürzung des lichtbrechenden Körpers (Glanzkörpers) beschrieben; auch ändere das Spermatozoon oft nach seinem Eintritt ins Ei seine Richtung; es stelle sich mit seiner Hauptachse schief. Der lichtbrechende Körper sei für die weitere Entwicklung des Eies und den Mechanismus des Eindringens des Spermatozoons ohne Bedeutung. Zum Schlusse werden noch die Veränderungen innerhalb des Protoplasmas des Eies während der Kopulation besprochen. Namentlich wird dabei auf die varikösen Fibrillen und ihren Verlauf Rücksicht genommen.

Das 3. Kapitel, das umfangreichste von allen, handelt von der zweiten Periode der Reifung des Eies und den Veränderungen, welche das Spermatozoon während dieser Periode erfährt. Es kommt also in diesem Kapitel vor allem die so ungemein wichtige und schwierige Frage nach der Bildung der Pol- oder Richtungskörperchen in Betracht. Schon damals stand es durch die Beobachtungen zahlreicher Forscher fest, daß die Bildung der Polkörperchen von der Befruchtung ganz unabhängig ist und daß sie als eine Reifungserscheinung des Eies betrachtet werden muß. Man wußte, daß meistens die Bildung der Richtungskörperchen der Kopulation der Geschlechtsorgane vorausgeht, dagegen in einigen Fällen derselben nachfolgt. Man wußte auch, daß bei den Seesternen die

Austreibung der Richtungskörperchen erst erfolgt, nachdem die Eier abgelegt sind, bei den Seeigeln dagegen schon im Ovarium. Schon damals wurde von der Mehrzahl der Forscher, die sich mit dem Gegenstand beschäftigt hatten, die Bildung der Richtungskörperchen als ein Prozeß aufgefaßt, der im wesentlichen einer Zellteilung gleichkomme. Diese Auffassung war durch die Untersuchungen O. Hertwigs und Fols begründet, dann durch diejenigen Trincheses, Marks, Blochmanns, Hoffmanns und anderer gestützt worden. Hinsichtlich der Bildung der ersten Richtungsspindel (Bütschli) oder des Amphiaster de rebut (Fol) wußte man, daß sich dieselbe mindestens zum Teil auf Kosten des Keimbläschens bilde; aber, ob dazu das ganze Keimbläschen oder nur ein Teil verwendet werde, darüber waren die Ansichten geteilt. Van Beneden wirft nun die Frage auf: „Kann die Bildung der Polkörperchen einer Zellteilung gleich gesetzt werden? (S. 191 [407]). Zeigt die Bildung der Polkörperchen dieselben Phasen, die für eine gewöhnliche Zellteilung charakteristisch sind? Folgen diese in derselben Reihe aufeinander, mit anderen Worten, handelt es sich um eine indirekte Teilung oder aber um einen anderen Vorgang von Zellvermehrung oder endlich müsse man bezweifeln, daß die Polarkörperchen wirkliche Zellen sind?“ (193 [409]).

Und nun beschreibt van Beneden zuerst die Bildung des ersten Polkörperchens und die Begleiterscheinungen derselben. Zunächst schlägt er mit Rücksicht auf die eigentümlichen Bilder, die man bei Ascaris megalocephala erhält, vor, an Stelle der Ausdrücke erste „Richtungsspindel“ oder „Amphiaster de rebut“ den Ausdruck „figure Ypsiliforme“ zu setzen. Auf Kosten dieser Figur bilde sich das erste Polkörperchen. Wie der Name sagt, besteht die Y-förmige Figur aus drei Schenkeln, die zusammen die Form eines Y geben. Sie ist aus chromatischen Elementen und aus achromatischen Fäden, Körnchenhaufen und Tröpfchen zusammengesetzt. Die chromatischen Elemente liegen dort, wo die drei Schenkel des Y zusammenstoßen. Von diesen drei Schenkeln haben zwei den gleichen Bau; der dritte ist anders gebaut. Im ganzen besitze die Figur eine deutliche bilaterale Symmetrie; die Symmetrieebene gehe durch den vertikalen Schenkel der Figur. Die drei Schenkel der Figur bestehen aus Fibrillenbündeln. An den Enden der beiden oberen Schenkel des Y finden sich Körnchenhaufen von halbkugeliger Form; von der unteren, dem Zentrum des Y zugewendeten Fläche dieser beiden Halbkugeln entspringen nun die Fibrillen, und unter diesen zeichnen sich in jedem der beiden Schenkel zwei oder drei durch ihren geradlinigen Verlauf und dadurch aus, daß sie sich an die chromatischen Körner anheften. Der Fuß des Y werde von einem Bündel oder vielmehr von einer

Lamelle von sich überkreuzenden Fibrillen gebildet, die ihren Ursprung gleichfalls von den terminalen Körnchenhaufen nehmen. Van Beneden nennt diese Lamelle lame équatoriale und ihr basales Ende corps pédieux. Die zwei divergierenden Schenkel des Y fassen das Prothyalosom zwischen sich, in welchem die chromatischen Kügelchen (globules chromatiques) liegen; diese bilden gewöhnlich zwei Gruppen zu je vieren, die regelmäßig rechts und links von der Symmetrieebene verteilt sind. Das Y stelle natürlich nur den optischen Schnitt eines körperlichen Gebildes dar; stelle man sich vor, der vertikale Schenkel des Y wäre statt einer Platte ein Stiel, wie er es auf dem optischen Schnitte in der Tat zu sein scheine, so hätte das Ganze eine Ähnlichkeit mit einem Fangbecher (bilboquet) und seinem Fangballe (boule). Statt nun im einzelnen die Teile zu beschreiben, gebe ich eine schematische Skizze der ganzen Figur, wie ich sie mir aus den Abbildungen und der Beschreibung van Benedens konstruiert habe. Fig. 1a stellt die ganze Y-förmige Figur vor, Fig. 1b den Fangbecher mit dem Ball, also Teile der Y-förmigen Figur. Und nun

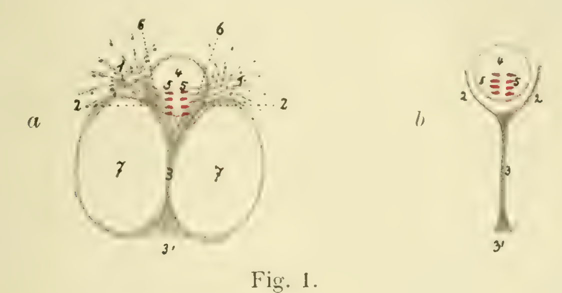


Fig. 1.

bedeuten: 1 1 die beiden polaren Körnchenhaufen, von denen einerseits variköse Fäserchen ins Protoplasma ziehen und andererseits die Fibrillen der Y-förmigen Figur abgehen. 2 2 sind die Fibrillen, die zur lame équatoriale (3) und von da zum corps pédieux (3^1) ziehen. Auf dem optischen Schnitt stellen die Fibrillen den Becher (2, Fig. 1b) und in ihrer Fortsetzung den Stiel (3) des Fangbechers dar; 4 ist das Prothyalosom, in welchem zwei Gruppen chromatischer Elemente (5 5) enthalten sind; 6 sind die Fibrillen, die von den Körnchenhaufen 1 1 zu diesen chromatischen Elementen ziehen; und 7 endlich stellt die masse spheroïdale vor; diese erscheine auf dem optischen Schnitt durch die lame équatoriale in zwei Hälften geteilt. — Ich habe absichtlich eine so genaue Darstellung dieser Verhältnisse gegeben, weil nirgends eine solche zu finden ist und ich sie auch bei Flemming vermisse. — Jetzt glaubt man diese Angaben, denen doch Beobachtungen zugrunde liegen müssen, ganz vernachlässigen zu dürfen. — Was nun die Entstehung der Y-förmigen Figur betrifft, so gehe sie sicher aus dem Keimbläschen und seiner unmittelbaren Umgebung hervor. Der helle Körper 4 mit seinen chromatischen Körperchen (5 5) sei das Prothyalosom des Keimbläschens mit den Fragmenten des Keimkörper-

chens. Die masse sphéroïdale bestehe aus der Gesamtheit der hyalinen Tröpfchen, die aus den Wänden des Keimbläschens entstanden seien; die chromatischen Elemente leiten sich vom Keimkörperchen (Nucleolus) ab. (Vom Prothyalosom teilt van Beneden noch mit, daß es sich schon in den ersten Stadien der Entwicklung des Eies vorfinde, schon zur Zeit, wo sich das Ei erst von der Rhachis ablöse.) Die axialen Fasern (6 6) gehen aus den achromatischen Fäden des Keimbläschens hervor und ihre Zahl entspreche der Zahl der chromatischen Elemente. (Die letztere betrage acht, von denen je vier auf jeder Seite zu einer Platte vereinigt seien; es seien also auf jeder Seite vier axiale Fibrillen vorhanden. Das letztere stimmt nicht mit früheren Angaben.) Die anderen achromatischen Fibrillen der Y-förmigen Figur und zwar ihre drei Schenkel gehen aus den Überbleibseln der akzessorischen Portion des Keimbläschens und speziell aus seiner Membran hervor. An diese Beschreibung schließt van Beneden einige allgemeine Bemerkungen über das, was man als Kernmembran und als Nucleolus zu bezeichnen habe, Bemerkungen, die, wie mir scheint, auch heute noch zeitgemäß sind. Was die Kernmembran betrifft, so rügt es van Beneden, daß man unter dieser Bezeichnung zwei ganz verschiedene Bildungen zusammenwerfe: eine chromatische, die eigentlich dem Kernreticulum angehöre und eine achromatische, von der es nicht sicher sei, ob sie vom Kern oder Zelleib stamme. Was den Nucleolus betrifft, so finde sich im Nucleolus des Eies alles Chromatin kondensiert vor und van Beneden betrachtet daher den Einucleolus als Äquivalent des gesamten chromatischen Gerüstes eines gewöhnlichen Kernes und nicht als Äquivalent der gewöhnlich als Nucleolen bezeichneten Gebilde. Es würde daher besser sein, für diesen Nucleolus den Namen Keimfleck (tâche germinative) beizubehalten oder aber ihn corpuscule germinatif oder Keimkörperchen zu nennen. Übrigens setze sich die chromatische Partie eines Zellkerns wahrscheinlich aus verschiedenen Elementen zusammen: aus varikösen (moniliformen) Fäden und aus einer hyalinen, vielleicht flüssigen Substanz zwischen den Fäden. Hinsichtlich der Frage, ob die sogenannten Nucleolen gewöhnlicher Zellen einfache Verdickungen des Kernnetzes sind, neigt van Beneden der Ansicht zu, daß die Nucleolen sich zwar dem Reticulum anschließen, daß sie aber nicht von einer mit den Fäden des Reticulum identischen Substanz gebildet werden. Auf alle Fälle aber sei der Nucleolus des Eies etwas anderes, als die sogenannten Nucleolen gewöhnlicher Zellen. Ich bemerke dazu, daß ich es seit dem Erscheinen der Monographie van Benedens, also seit bald 30 Jahren, so gehalten habe wie er. Meiner Überzeugung nach steckt in dieser Auffassung ein durchaus gesunder Kern. Ich habe es immer für einen Fehler gehalten, wenn man, um nur ein paar Beispiele anzuführen, in den Epithelzellen vom Salamander oder überhaupt von Urodelenlarven, an denen bekanntlich ein guter Teil der Untersuchungen über den Bau und die Teilung der Zellen angestellt ist, Nucleolen unterscheidet, statt nucleolenähnlicher Elemente, oder wenn man die kleinen kugeligen Gebilde an der Innenfläche der Wand des Keimbläschens eines Amphibiums, die zuerst Flemming vom

Axolotl und sodann ich vom Proteus beschrieben haben, noch heute schlechtweg als Nucleolen bezeichnet, obwohl sie mit solchen absolut nichts zu tun haben.

Van Beneden gibt an, daß die Membran des Keimbläschens, die bisher, wenigstens dem Anschein nach, homogen war, jetzt in eine einfache Lage von Körnchen zerfalle, die in Reihen angeordnet und miteinander durch Fibrillen verbunden seien. Die Fibrillen seien zu zwei Fächern gruppiert und van Beneden ist der Ansicht, daß die Fibrillen der beiden Fächer ineinander übergehen und daß also die beiden Fächer ein einziges System bilden. Wie stets, vergleicht auch hier van Beneden die Fibrillen mit den Fibrillen quergestreifter Muskelfasern. Bald nach Eintritt des Spermatozoons erscheinen an zwei einander entgegengesetzten Punkten des Prothyalosoms zwei ziemlich ansehnliche protoplasmatische Haufen, von denen körnige Strahlungen ausgehen. Die Haufen, die zu den Polen der zwei zu Fächern angeordneten Gruppen von Fäden oder Fibrillen werden, finden sich genau an der Grenze des Hyalosoms, aber sie seien deutlich zelligen, nicht nucleären Ursprungs. Aus dem Gesagten gehe hervor, daß die Fäden (filaments), die aus der Membran des Keimbläschens den Ursprung nehmen, in die Bildung eines Sternes eingehen, der sich zum größten Teil auf Kosten des Zellprotoplasmas bilde. Daraus schließt van Beneden, daß die achromatische Portion des Keimbläschens, die sich in variköse (moniliforme) Fäden umbilde, nicht wesentlich vom Zellprotoplasma verschieden sei. Aus dem Ganzen zieht van Beneden hinsichtlich des Ursprungs der Y-förmigen Figur den Schluß, daß die Überbleibsel des Keimbläschens und besonders seine in eine körnig-fibrilläre Substanz umgebildete Membran zusammen mit dem umgebenden Protoplasma in die Konstitution der fibrillären Portion der Y-förmigen Figur eingehen; die chromatischen Körperchen der Figur dagegen leiten sich, wie schon erwähnt, direkt vom Keimkörperchen ab. Die achromatische Substanz des Kerns des Eies finde sich zum Teil in der hellen Materie des Prothyalosoms wieder, zum Teil auch in den axialen, zu den chromatischen Elementen ziehenden Fibrillen, zum Teil endlich in den peripherischen Fibrillen. Ein Teil sei vielleicht im Dotter verloren gegangen. Die Pseudonucleolen des Keimbläschens schwinden später; vielleicht spielen sie bei der Bildung des corps pédieux eine Rolle; das sei übrigens durchaus zweifelhaft. —

Und nun verfolgt van Beneden die Bildung des ersten Polkörperchens auf Kosten der Y-förmigen Figur. Während der früher besprochenen ersten Periode der Reifung des Eies liege das Keimbläschen mitten im Dotter, der es von allen Seiten umgebe. Dasselbe gelte anfangs auch von der Y-förmigen Figur, die sich zum Teil auf Kosten dieses Bläschens entwickle. Indessen liege sie niemals im Zentrum des Dotters, sei vielmehr stets exzentrisch gelegen und nähere sich allmählich der Peripherie. Die Stelle, an welcher die Figur an die Oberfläche trete, entspreche wahrscheinlich dem neutralen Pol des Eies, also dem dem Imprägnationspol gegenüberliegenden Ende der Eiachse. Dieser Frage komme, wie van Beneden meiner Ansicht nach mit vollem Rechte hervor-

hebt, eine große Wichtigkeit zu. Er sagt: Die Anwesenheit der Y-förmigen Figur an der Oberfläche des Eies, im Moment, wo das Spermatozoon das Zentrum des Dotters erreicht hat, zeigt, daß das Ei ebenso nach, wie vor der Kopulation eine entschiedene Polarität besitzt, und der symmetrische Charakter der Y-förmigen Figur scheint anzudeuten, daß auch dem Ei selbst eine bilaterale Symmetrie zukommt. Die Symmetrieebene würde die Äquatorialebene der Y-förmigen Figur sein. Es ist wichtig zu wissen, ob diese Symmetrieebene der Symmetrieebene des unbefruchteten Eies entspricht, ob die organische Achse des mit einem Spermatozoon versehenen Eies dieselbe ist, wie die Achse des in Reifung befindlichen keulenförmigen Eies, ob die Stelle, die von der Y-förmigen Figur und später vom Polkörperchen eingenommen wird, dem Imprägnationspol entspricht oder dem neutralen Pol oder welcher anderen Stelle des nicht befruchteten Eies, ob endlich die Symmetrieebene des Eies der Medianebene des Nematoden, der sich aus dem Ei entwickeln soll, entspricht (S. 215—216 [431 bis 432]). Ich führe alles das an, weil es zeigt, wie sehr van Beneden die promorphologischen Ideen, die er beim Beginn der Arbeit aussprach, bis ins Detail weiter verfolgte und wie wichtig sie ihm erschienen.

Nun setze sich im weiteren Verlauf die Y-förmige Figur mit der Oberfläche des Dotters durch die Enden der zwei divergierenden Schenkel des Y in Beziehung. Bald darauf werde der Winkel, den die beiden Schenkel einschließen, größer und aus dem Y werde ein T, dessen horizontaler Arm parallel der Oberfläche des Dotters liege. Nun ändere sich auch der Bau der Y-förmigen Figur. Die beiden polaren Körnerhaufen werden zu stark lichtbrechenden, glänzenden Scheiben oder Platten (disques). Die ganze Figur werde kleiner und die axialen und peripherischen Fibrillen können zu scheinbar homogenen Strängen miteinander verschmelzen. Wenn das Spermatozoon im Mittelpunkt des Eies angelangt sei, sehe man oft die Fäden des vertikalen Schenkels des Y sich am Spermatozoon inserieren. So werde also das Spermatozoon mit den umgebildeten Resten des Keimbläschens in Verbindung gesetzt. Alsbald treten auch um das Spermatozoon herum Körner auf, die rasch zahlreicher werden und schließlich das ganze Ei erfüllen. Schließlich schwinde der vertikale Schenkel des Y bis auf einige Fäden, die in der Richtung der Achse des Eies verlaufen, vollständig. Von der Oberfläche betrachtet, zeige die Figur jetzt die Form eines Kreuzes, dessen einer Schenkel von der Spindel, dessen anderer von Bündeln peripherischer Fibrillen gebildet werde, die sich wohl der Hauptsache nach vom vertikalen Schenkel des ursprünglichen Y ableiten. Auch jetzt erörtert van Beneden wieder die Achsenverhältnisse des Eies und meint, daß die Äquatorialebene der Figur der Medianebene des Eies entspreche, welche zugleich die Symmetrieebene des bilateral-symmetrisch gebauten Eies darstelle.

Nun werde die Spindel undeutlich und verschwinde und es sei von der ganzen Y-förmigen Figur nur ein einziges gut erkennbares Element übriggeblieben: das Prothyalosom mit seinen chromatischen Körperchen. Nichts destoweniger persistieren einige Spuren der Y-förmigen Figur. Nachdem noch das Prothyalosom kleiner geworden sei, erfolge die Bildung

des ersten Richtungskörperchens auf Kosten des reduzierten Prothyalosoms und der chromatischen Elemente, die dasselbe einschließe. Dabei teilen sich die zwei chromatischen Platten oder Scheiben (disques) so, daß jede die Hälfte ihrer Substanz an das Polkörperchen abgebe und es teile sich zugleich das Prothyalosom tangential zur Oberfläche des Eies. Die zurückbleibende Hälfte des Prothyalosoms nennt van Beneden Deuthyalosom. Außer der Hälfte des Prothyalosoms und der halben Menge der chromatischen Elemente dürfte kaum etwas an der Zusammensetzung des ersten Richtungskörperchens beteiligt sein.

Bald nach dem Eindringen des Spermatozoons bilde sich die „erste Perivitellinschicht" (couche périvitelline); sie erscheine an der Innenfläche der membrane ovo-spermatique und ganz unabhängig von dieser; sie stamme vom Dotter. — Von den Veränderungen, die das Spermatozoon während der Bildung des ersten Polkörperchens erfahre, sind folgende von Interesse: 1. Der Protoplasmaleib eines eingedrungenen Spermatozoons sei mit Pikrocarmin färbbar, der eines freien nicht. 2. Die Hémisphère céphalique eines eingedrungenen Spermatozoons erscheine homogen oder fein punktiert. 3. Die Kontur des Schwanzes sei ungleichmäßig und sehe wie gezähnelt aus, und 4. der lichtbrechende Körper beginne sich alsbald zu verkleinern, während seine protoplasmatische Hülle dicker werde; er werde zugleich kugelförmig und löse sich bald vollkommen auf. Van Beneden meint, daß der lichtbrechende Körper des Spermatozoons in gewisser Hinsicht mit den deutoplasmatischen Körperchen des Dotters verglichen werden könne; beide haben physiologische, aber keine morphologische Bedeutung. Der größte Teil des Schwanzes löse sich in eine granulierte Substanz auf, die vom Eiprotoplasma schwer zu unterscheiden sei. Endlich trete um das Spermatozoon während des Austretens des ersten Richtungskörperchens eine radiäre Strahlung auf. —

Nun folgt die Darstellung der Bildung des 2. Polkörperchens und der begleitenden Erscheinungen. Die Bildung unterscheide sich in mancher Hinsicht auffallend von der des ersten Polkörperchens. Sofort nach der Austreibung des ersten Polkörperchens nehme die im Dotter zurückbleibende Hälfte des Prothyalosoms, das von van Beneden so genannte Deuthyalosom, an Volumen zu; es umschließe zwei Gruppen von chromatischen Elementen; von jeder Gruppe ziehe ein Faden nach der Oberfläche des Dotters und ebenso einer in die Tiefe, so daß also die chromatischen Elemente in den Verlauf von Fäden eingeschaltet erscheinen, die von Pol zu Pol der neuen, in Bildung begriffenen Figur ziehen. Die Fäden werden später zahlreicher und bilden dann eine veritable Spindel, deren einer Pol an der Oberfläche des Dotters liege, während der andere eine tiefe Lage zeige. Nun erfahren die chromatischen Elemente eine Art Fragmentation und diese Fragmente der zwei chromatischen Elemente ordnen sich zu zwei Scheiben an, die in einer Ebene liegen, die senkrecht auf der Achse der Spindel, also parallel der Oberfläche des Dotters stehe. Habe dann das Deuthyalosom eine gewisse Größe erreicht, so erscheinen an den beiden Polen der Spindel Sterne. An jedem derselben könne man einen zentralen Körnerhaufen und zahlreiche Strahlen unterscheiden, die

von varikösen Fibrillen gebildet zu sein scheinen. Diese Sterne entstehen auf Kosten des Protoplasmas. Diejenigen Strahlen, welche an der Oberfläche des Hyalosoms laufen, werden alsbald deutlicher, so daß man auf dem optischen Schnitt das Bild einer Raute zu sehen bekomme, welche das Hyalosom mit den chromatischen Elementen umschließt. Die Raute lasse zwei spitze und zwei stumpfe Winkel unterscheiden; die stumpfen entsprechen den Polen der Spindel, die spitzen liegen in der Äquatorialebene. Nun werde die eine Hälfte der Raute resorbiert, wodurch die Figur zu einem Dreieck werde, dessen eine, senkrecht stehende Seite der Spindel entspreche, während die beiden anderen den zwei erhalten gebliebenen Seiten der Raute entsprechen. Diese dreieckige Figur drehe sich nun so, daß die der Spindel entsprechende Seite sich tangential zur Oberfläche stelle. Die Drehung mache natürlich der chromatische Teil der Figur mit. So habe sich also die Richtungsspindel so eingestellt, daß ihre beiden Pole oberflächlich liegen, ganz wie dies bei der Bildung des ersten Polkörperchens der Fall war. Und nun vollziehe sich die Bildung des zweiten Polkörperchens wieder so, daß sich die chromatischen Elemente nicht senkrecht auf die Richtung der Achse, wie bei einer gewöhnlichen Zellteilung, sondern, wie bei der Bildung des ersten Richtungskörperchens, parallel mit derselben voneinander trennen. —

Die der Bildung des ersten Richtungskörperchens vorausgehenden Phänomene können also nicht vollständig mit denen identifiziert werden, die der Ausscheidung des zweiten vorausgehen und man könnte daraus den Schluß ziehen, daß die zwei Polkörperchen nicht genau die gleiche Bedeutung haben (S. 256 [472]).

Van Beneden wirft nun die wichtige Frage auf: Handelt es sich bei der Bildung der Richtungskörperchen um eine Zellteilung? Er antwortet: „Je ne le pense pas: les phénomènes préalables à l'expulsion des globules ne laissent pas que de présenter une certaine analogie avec les figures karyokinétiques; mais dans toute division cellulaire indirecte, les extrémités du fuseau achromatique sont les lieux de formation des noyaux dérivés; les éléments chromatiques du noyau en voie de division se postent vers ces centres. Les globules polaires, au contraire, ne se forment non aux pôles de la figure dicentrique; ils ne répondent pas aux centres des astres: l'expulsion se fait dans le plan équatorial, qui primitivement tangentiel, devient plus tard radiaire, tandis que la ligne des pôles, qui était d'abord normale à la surface, devient secondairement tangentielle“ (S. 260 [476]). So gelangt also van Beneden zu dem Schluß, daß der Vergleich mit einer gewöhnlichen Zellteilung auf trügerischem Schein beruhe. An Stelle der Ausdrücke: „Amphiaster de rebut“ (Fol) und „Richtungsspindel“ (Bütschli) schlägt er daher den Namen „pseudokaryokinetische Figuren“ vor. Bei Ascaris

meg. sei die erste pseudokaryokinetische Figur Y-förmig; die zweite habe eine andere sehr komplizierte Form. Der von der zweiten pseudokaryokinetischen Figur im Ei zurückbleibende Teil werde zum weiblichen Vorkern (pronucléus femelle); dieser bestehe zur Zeit seiner Bildung immer aus zwei Hälften; jede Hälfte habe ihre eigene chromatische Platte. Daß das zweite Richtungskörperchen das Äquivalent des weiblichen Vorkerns sei, gehe nicht bloß aus dem Studium der Bildungsweise der beiderlei Elemente deutlich hervor, sondern auch aus der Ähnlichkeit ihres Baues, die sie im Moment der Austreibung des Körperchens zeigen. Wie der weibliche Vorkern im Beginn seiner Entwicklung, baue sich auch das zweite Polkörperchen aus einer hellen Masse auf, die nichts anderes als die eine Hälfte des Deuthyalosoms sei, und ebenso wie das zweite Polkörperchen zwei chromatische Elemente enthalte, so auch der weibliche Vorkern.

Was die Veränderungen des Dotters in der 2. Periode der Reifung des Eies betrifft, so hebt van Beneden zunächst hervor, daß sich im Moment der Austreibung des zweiten Polkörperchens vom Dotter eine helle Schicht ablöse, welche die zweite couche oder zone périvitelline darstelle. Das erste Polkörperchen liege immer zwischen den zwei perivitellinen Hüllen. Das zweite werde erst nach der Bildung der zweiten Hülle ausgeschieden und es bleibe der Oberfläche des Dotters angeschlossen. Die zweite perivitelline Schicht scheine sich später ganz zu verflüssigen. Demnach entledige sich also der Dotter während der zweiten Periode der Reifung einer ansehnlichen Partie seiner Substanz. Nach der Bildung der beiden Vorkerne zeige er eine deutliche radiäre Streifung (S. 273 [489]). Während der Periode der Bildung des zweiten Polkörperchens zeige sich eine radiäre Streifung um das Spermatozoon. Die Strahlen haben ebensowohl ihren Sitz im Protoplasma, das vom Spermatozoon stamme, als auch vom Eiprotoplasma, das das umgebildete Spermatozoon umgebe.

Und nun folgt das vierte Kapitel, weitaus der wichtigste Teil der ganzen Monographie. Es hat zu seinem Gegenstand die Bildung der beiden Vorkerne, die Befruchtung und die Teilung der ersten Embryonalzelle (ersten Furchungszelle nach O. Hertwig). Man darf wohl sagen, daß van Beneden den Untersuchungen, die er in diesem Kapitel niedergelegt hat, in erster Linie seine Berühmtheit verdankte. Ich lasse hier zunächst Flemming das Wort der über die Resultate dieses Teiles folgendes sagte: „Soviel Neues, Wertvolles und Seltsames das bis hier Berichtete auch enthält, so erscheinen doch die Befunde noch weit wichtiger und überraschender, die van Beneden über die fol-

genden Vorgänge: die Bildung, Veränderung und Kopulation der Pronuclei und die Teilung des daraus hervorgehenden Kopulationskerns mitgeteilt hat.

Wir nahmen bisher an, daß der weibliche Pronucleus (Eikern Hertwigs) mit dem männlichen Pronucleus (Spermakern) zu einem wirklichen Zellkern verschmilzt, und daß dann in diesem eine Mitose (Fadenmetamorphose) eintritt, wie in den Kernen anderer Zellen bei der Teilung. Die neue Wendung, die van Beneden dieser Auffassung gibt, läßt sich in kurzen Zügen so charakterisieren: die beiden Pronuclei erfahren jeder für sich eine Mitose, bevor sie sich vereinigt haben, und auch so verschmelzen sie nicht ganz. In jedem bildet sich eine chromatische Knäuelfigur. Der Fadenzug jedes Knäuels verkürzt sich zu je einer Fadenschlinge, diese segmentiert sich in jedem der beiden Pronuclei zu zwei V-förmigen Schleifen. Jetzt erst beginne die schon zerlegte Kernmembran beider Pronuclei zu einem Kontur zu konfluieren. Man hat also nun vier getrennte Schleifen in dem Kopulationskern, zwei männliche und zwei weibliche. (Die Zahl derselben ist also viel geringer, als bei anderen Zellen: bei Salamandra 24.) Jede dieser Schleifen erfährt Längsspaltung (und zwar so, daß die Schwesterspalthälften anfangs an den Enden noch zusammenhaften). Während dieser Längsspaltung hat die chromatische Figur die Sternform. Die Umordnung der gespaltenen Schleifen aus dieser Form zu den Tochterkernfiguren geschieht nach van Beneden so, daß von je zwei Halbfäden der eine in diese, der andere in jene Tochterfigur geht, das heißt also: jeder Tochterkern bekommt zwei männliche und zwei weibliche Fadenschleifen.

Es ist klar, daß die Längsspaltung der chromatischen Fäden bei der Kernteilung, die ich vor acht Jahren auffand und gegen manche Anfechtung zu verteidigen gehabt habe, hierdurch ein besonderes Interesse erhält. Was ich nur gemutmaßt, aber an meinen Objekten nicht hatte zeigen können: daß je zwei Spaltfäden in verschiedene Tochterfiguren einbezogen werden, ist inzwischen, schon vor dem Erscheinen von van Benedens Buch, aber ohne daß dieser bei der Abfassung bereits Kenntnis davon hatte, von E. Heuser an *Fritillaria* und anderen Pflanzen nachgewiesen und seitdem von C. Rabl auch an Tierzellen bestätigt worden. Aber von ganz besonderer Bedeutung und Tragweite ist es, daß van Beneden jetzt eine differente Sexualität der chromatischen

Fädenschleifen bei der ersten Kernteilung im Ei nachweist und damit aufstellt, daß eine jede Zelle des künftigen Leibes auf dem Wege der Fadenlängsspaltung einen männlichen und einen weiblichen Anteil in ihren Kern geliefert erhält! Wie mir scheint, würde schon dies allein genügen, um dem Werke van Benedens einen der ersten Plätze in der Geschichte der cellularen Forschung zu sichern.

Denn damit erhält die Befruchtungstheorie von O. Hertwig sowohl eine Befestigung als einen ganz neuen Ausbau. Diese Theorie ist gestützt auf die positive Entdeckung Hertwigs, daß männlicher und weiblicher Pronucleus im Ei existieren und sich vereinigen. Sie ist angegriffen worden von A. Schneider, und zwar gerade auf Grund seiner Arbeiten an *Ascaris megalocephala* und ist gegen diesen Angriff von mir (hier folgt eine Anmerkung bezüglich der Literatur) und seitdem von Nußbaum, van Beneden und Eberth verteidigt worden. Schneiders Zweifel kann man jetzt um so mehr als zurückgewiesen betrachten, als Nußbaum und van Beneden am gleichen Objekt wie er gearbeitet haben. Nußbaum, dessen Publikationen[1]) vor derjenigen van Benedens erschienen sind, gebührt vor diesem hierin sowie in mehrerem anderem die Priorität; er hat die Richtungskörperbildung verfolgt, die er allerdings in vielem anders als van Beneden und lange nicht so genau beschreibt, hat die Pronuclei und ihre Vereinigung im *Ascaris*-Ei aufgefunden und die mitotische Figur des Kopulationskerns gesehen und kurz beschrieben; wobei die Längsspaltung der chromatischen Schleifen geschlossen, aber nicht gesehen und von der Überlagerung der Spaltfäden auf verschiedene Tochterkerne nichts bemerkt worden ist. In bezug auf das Wesen der Befruchtung ist Nußbaum, wie vorher andere und ich selbst, nicht über den Satz hinausgelangt, der schon in Hertwigs Befruchtungstheorie liegt, ‚daß die Befruchtung in der Vereinigung zweier Zellen und der Vereinigung ihrer Kerne besteht', mit anderen Worten, daß die Pronuclei sich kopulieren und ihr Chromatin sich vereinigt. Aber gerade auf die Frage, wie es hierbei des näheren zugeht, beziehen sich van Benedens zuletzt besprochene Resultate. Er findet, daß nicht eine wirkliche Ver-

[1]) Hier kommt eine lange Anmerkung über das Verhältnis der Arbeiten Nußbaums und Schneiders zu derjenigen van Benedens, sowie besonders auch über die Priorität Nußbaums in gewissen Punkten. Hinsichtlich dieser Punkte verweise ich auf das Original und auf Nußbaums dort zitierte Arbeiten.

schmelzung der Kernsubstanzen erfolgt, sondern daß bei der ersten Mitose die männlichen und weiblichen chromatischen Kernbestandteile getrennt bleiben, er macht es damit annehmbar, daß das gleiche auch bei den weiteren Teilungen der Fall ist und daß somit jede Körperzelle in ihrem Kern männliche und weibliche Bestandteile, und zwar wirklich morphologisch gesondert, bewahren könnte.

Auf dieser Grundlage und mit Bezug auf die Richtungskörperbildung stellt van Beneden folgende ,,Theorie der Befruchtung" auf: das Ei bei seiner ersten Teilung ist eine hermaphroditische Zelle, da es dann in seinem Kern, dem Kopulationskern, zwei männliche und zwei weibliche Schleifen besitzt. Durch die gleiche Verteilung beider Schleifenarten vermöge der Längsspaltung in die Tochterkerne wird (so kann man annehmen, wenn es auch nicht bewiesen ist) jede weitere Körperzelle gleichfalls hermaphroditisch sein. Das gilt also auch für die ovariale Eizelle. Diese wirft, wenn sie der Befruchtung entgegengeht, in Form der Richtungskörper einen Teil ihrer Substanz, und zwar hauptsächlich Chromatin, ihres Kerns ab. Van Beneden nimmt an, daß dieses der männliche Anteil ist, den sie bei sich hatte, und unterscheidet die rein weibliche Eizelle, wie sie durch die Richtungskörperbildung geworden ist, durch den Namen ,weiblicher Gonocyt'. Ferner: bei der Bildung der Spermatozoen wird, nach van Benedens und Julins eignen Beobachtungen bei *Ascaris* sowie noch manchen anderen neueren Befunden, aus der samenbildenden Zelle, dem Spermatocyten, ein chromatischer Teil abgeworfen, ehe diese Zelle sich zum Spermatozoon umformt. Van Beneden schließt, daß der hier abgeworfene Körper vice versa der weibliche Teil des noch hermaphroditischen Spermatocyten, daß der Vorgang also homolog der Richtungskörperbildung ist, und der Spermatocyt erst hierdurch zu einer rein männlichen Generationszelle, zu einem ,männlichen Gonocyten' wird."

Im Anschlusse an diese Worte Flemmings, denen dann noch ein ausführlicher Bericht über eine Reihe von Detailergebnissen folgt, will auch ich noch etwas genauer auf einige Angaben mehr spezieller Natur eingehen; es geschieht dies nicht bloß deshalb, weil es die Gerechtigkeit gegen van Beneden erfordert, zu zeigen, wieviel von dem gesicherten Besitz, über den wir heute hinsichtlich unserer Kenntnisse über Befruchtung und Zellteilung verfügen, wir ihm verdanken, sondern auch, weil er, wie ich aus einem seiner letzten Briefe an mich schließe, zweifellos selbst Wert darauf legte, daß seine

Ergebnisse und Schlüsse gerade im Hinblick auf den jetzigen Stand unseres Wissens ins rechte Licht gesetzt werden. Auch ist zweifellos manches dieser Ergebnisse von großer allgemeiner Bedeutung.

Vor allem ist es wichtig, sich gegenwärtig zu halten, daß sich nach den Ergebnissen van Benedens von den zwei chromatischen Haufen des zweiten Polkörperchens der eine von der einen, der andere von der anderen chromatischen Platte (disque) des Nucleolus des Eies oder des Keimkörperchens ableitet und daß das gleiche von den zwei chromatischen Haufen des weiblichen Vorkerns gilt. Die beiden chromatischen Platten des Nucleolus des Eies erfahren also eine zweimalige Zweiteilung: eine erste bei der Bildung des ersten Polkörperchens und eine zweite bei der Bildung des zweiten; ohne sich jemals zu vermischen, würden also jene Platten jede eine Portion ihrer Substanz an jedes der Polkörperchen abgegeben haben und sich, auf ein Viertel reduziert, in den chromatischen Haufen des weiblichen Vorkerns finden (S. 503). Es braucht wohl kaum darauf hingewiesen zu werden, daß diese Ansicht heute ganz allgemein akzeptiert ist. Eine andere Ansicht, die van Beneden wiederholt und ganz entschieden vertritt, geht dahin, daß das Protoplasma und die achromatische Substanz des Vorkerns Teile einer und derselben Bildung sind und daß das Kerngerüst sich in das Gerüst des Protoplasmas fortsetzt.

Van Beneden meint, man könnte die Veränderungen, die der weibliche Vorkern bis zu seiner vollen Entwicklung durchlaufe, mit dem Namen der Reifung des Vorkerns bezeichnen (S. 295 [511]). Von ganz besonderer Wichtigkeit und, wie mir scheint, gewöhnlich nicht genügend betont, ist die Tatsache, daß sich die zwei Vorkerne, obwohl sie ganz unabhängig voneinander sind, doch so verhalten, als ob sie ein einziger Kern wären (S. 295). Die Vorkerne seien dann als reif zu betrachten, wenn in ihnen die chromatische Substanz die Oberfläche der Kerne einnehme. Die „Reifung" des weiblichen Vorkerns charakterisiere sich der Hauptsache nach in folgendem: 1. Die chromatischen Haufen quellen auf, die chromatische Substanz nähert sich mehr und mehr der Oberfläche und zieht sich aus dem Innern des Kerns zurück. Der Kern wird dabei größer und größer. 2. Die chromatischen Haufen lösen sich in Körnchen auf, die sich intensiv färben und in einer wenig chromatischen Substanz verbreiten. Ist endlich der Vorkern vollkommen reif, liegt also alle chromatische Substanz an der Oberfläche, so ist

kein Anzeichen der ursprünglichen Dualität desselben mehr zu sehen; aber trotzdem kann man mit Rücksicht auf die allmähliche Ausbildung des Vorkerns nicht behaupten, daß eine vollständige Vereinigung der Massen stattfinde (S. 299 [515]). Die Körnchen sind zu höchst kompliziert verlaufenden Fäden angeordnet (vgl. Tafel XIX, Fig. 9). Dabei schließt sich van Beneden der Ansicht an, die von Pfitzner, Flemming und Strasburger vertreten war, daß jeder chromatische Faden ein achromatisches Substrat besitze. Hinsichtlich des männlichen Vorkerns ist es von besonderer Wichtigkeit, daß seine Bildung genau mit der Austreibung des zweiten Polkörperchens und demzufolge mit der Entstehung des weiblichen Vorkerns zusammenfällt. Männlicher und weiblicher Vorkern entstehen also zu gleicher Zeit, und ihre Entwicklung schreitet parallel miteinander und in der gleichen Art vorwärts. Es scheine fast, als ob der Dotter, in dem das Spermatozoon liegt, solange die Polkörperchen und die perivitellinen Substanzen nicht ausgeschieden sind, für das Spermatozoon ein indifferentes Milieu wäre. Die Beobachtung der Veränderungen, die das Spermatozoon dann allmählich durchläuft, führen van Beneden zu der Ansicht, daß von allen Teilen, die das Spermatozoon zusammensetzen, der einzige, der bei der Befruchtung des Eies eine aktive Rolle spiele, der kleine chromatische, von der hellen perinucleären Hüllmembran umgebene Kern sei. In der Tat sei dieser Kern der einzige Teil des Spermatozoons, der nach der Ausstoßung des zweiten Polkörperchens Veränderungen erfahre, die man als eine aufsteigende oder progressive Entwicklung bezeichnen könne. So steht also van Beneden der Ansicht, daß das Protoplasma des Spermatozoons irgendeine wichtigere Rolle bei der Befruchtung spiele, äußerst skeptisch gegenüber, wenn er auch die Möglichkeit einer solchen Beteiligung nicht geradezu in Abrede stellt. (Vgl. damit S. 305 [521] u. 403.) Es ist bekannt, daß sich heute eine gegenteilige Auffassung durchzusetzen beginnt, eine Auffassung, nach der auch Teile, und zwar geformte Teile des Protoplasmas des Spermatozoons eine wesentliche Rolle bei der Befruchtung spielen (vgl. Meves und Held, wiewohl beide in vieler Beziehung voneinander abweichen).

Hinsichtlich der sogenannten Konjugation der beiden Vorkerne findet van Beneden, wie schon Flemming in den zitierten Worten hervorhebt, daß bei Ascaris keine Verschmelzung zu einem einzigen und ungeteilten Embryonalkern (noyau embryonnaire) stattfindet;

in der übergroßen Mehrzahl der Fälle bleiben vielmehr die beiden Vorkerne voneinander getrennt und unabhängig; eine eventuelle Vereinigung sei rein akzidentell und könne daher keine prinzipielle Bedeutung haben. Aus den weiteren, auch von Flemming zitierten Beobachtungen folgert van Beneden, daß beide Vorkerne zusammen einen einzigen Zellkern repräsentieren; jeder Vorkern für sich sei das Äquivalent eines Halbkerns (un demi-noyau). Das reife Ei und das reife Spermatozoon seien reduzierte Zellen, versehen mit je einem Halbkern. Der aus dem Spermatozoon sich entwickelnde männliche Vorkern komplettiere die reduzierte Eizelle zu einer neuen vollständigen Zelle. Die Befruchtung scheine also im wesentlichen in dieser Rekonstruktion der ersten Embryonalzelle zu bestehen. Und nun bespricht er seine Ersatztheorie, von der schon früher die Rede war. Die Polkörperchen seien männlichen Geschlechts, der Cytophor (bei der Spermatogenese) weiblichen; die Gewebszellen seien hermaphroditisch. Sowie die männlichen und weiblichen Elemente bis zur Bildung der ersten zwei Blastomeren voneinander getrennt bleiben, bleiben sie es auch wahrscheinlich in allen Zellen des Körpers und seiner Gewebe.

Bei der Teilung der ersten Embryonalzelle unterscheidet van Beneden zum Unterschiede von Flemming nur vier Stadien: Knäuel, Stern, Tochtersterne und Wiederaufbau des Kerns (mit Teilung des Zelleibes). Das Stadium, welches Flemming als Metakinese bezeichnete, faßt er mit dem des Sterns zusammen; ein Stadium der Tochterknäuel stellt er für Ascaris in Abrede. Was das erste Stadium betrifft, so ist van Beneden der Ansicht, daß beim Beginn der Teilung die ganze chromatische Substanz der reifen Vorkerne in bestimmten Fäden der Rindenchicht konzentriert sei; es bilde sich in jedem Vorkern zunächst ein einziger zusammenhängender Knäuelfaden aus (also ähnlich, wie das damals ziemlich allgemein angenommen wurde, vor allem auf Grund der bekannten Beobachtungen von Balbiani an Chironomuslarven) (S. 317 [535]). Erst gegen Ende dieses Zellteilungsstadiums teile sich der einfache Knäuelfaden jedes Vorkerns der Quere nach in zwei, indem ungefähr in der Mitte seiner Länge eine Unterbrechung eintrete. Demnach enthalte also jetzt jeder Vorkern zwei chromatische Fäden. Zu dieser Zeit konnte van Beneden noch keine Spur einer achromatischen Spindel mit ihren Attraktionspolen sehen. Er meinte, daß diese bei Ascaris erst im Stadium des Muttersterns (Flemming)

auftreten. Im Protoplasmaleib der Zelle sei während der Teilung, wie Flemming fand, und u. a. auch ich später bestätigte, eine Sonderung in zwei Schichten erkennbar. Beim Beginn des zweiten Teilungsstadiums werden die achromatischen Konturen der zwei Vorkerne allmählich undeutlich und verschwinden; dieses Verschwinden sei aber nur scheinbar. Von den vier Schleifen des Sternes stammen zwei vom männlichen, zwei vom weiblichen Vorkern. Ausnahmsweise seien auch fünf Schleifen vorhanden; die fünfte, überzählige, sei dann ungefähr doppelt so lang als die anderen. Indem er die damals bekannten Zählungsergebnisse der chromatischen Schleifen zusammenstellt, sagt er: Es sei sicher, daß die Zahl nicht bloß von einem Organismus zum andern, sondern auch bei einem und demselben Tier je nach dem Gewebe, das man untersuche, verschieden sei. Dies konnte van Beneden noch zu Beginn des Jahres 1884 sagen! Ich habe dann wenige Monate später gezeigt, daß beim Salamander in allen Geweben des Körpers mit einziger Ausnahme der Follikelepithelzellen des Hodens die Zahl der Chromosomen 24 beträgt. Diese Feststellung war für mich sehr wichtig, denn sie führte mich zusammen mit der regelmäßigen Anordnung der Chromosomen im Mutter- und Tochterknäuel zur Annahme der Kontinuität der Chromosomen[1]). Allmählich nehmen die chromatischen Schleifen die Form von flachen Bändern an mit dunkleren Rändern und hellerer Mitte. Darauf folge die Längsspaltung. Diese war von Flemming entdeckt und zunächst von Retzius und Pfitzner bestätigt worden. Van Beneden schlägt vor, die ungeteilten Fäden Äquatorial- oder primäre Fäden zu nennen und die Spalthälften subäquatoriale oder sekundäre (Flemmings Mutter- und Tochterschleifen). Die sekundären Schleifen bleiben an ihren Enden länger miteinander verbunden als in der Mitte; hier weichen sie zunächst auseinander[2]). In dem Auseinanderweichen der Tochterschleifen (sekundären Schleifen) nach den beiden Polen liege offenbar die Ursache und Bedeutung der Längsspaltung der primären Fäden. Ich werde auf die Geschichte dieser Entdeckung noch später genauer zurückkommen. Von den vier sekundären

[1]) Vgl. damit das im Anhang Gesagte.

[2]) Wurde von mir, unabhängig von van Beneden, auch beim Salamander und Proteus gefunden und auf der Naturforscherversammlung in Freiburg i. B., September 1883, also lange vor dem Erscheinen der Arbeit van Benedens, mitgeteilt. Vgl. unten.

Schleifen stammen zwei vom väterlichen und zwei vom mütterlichen Vorkern. Wenn man, was wohl selbstverständlich sei, annehme, daß die Vorkerne einen sexuellen Charakter haben, mit anderen Worten, daß der eine männlich, der andere weiblich sei, so müsse man auch zugeben, daß die Kerne der beiden ersten Blastomeren Hermaphroditen seien; dasselbe gelte dann aber auch für jede Zelle des Körpers. Van Beneden hält es nach seinen Ergebnissen für wahrscheinlich, daß die zwei chromatischen Substanzen, von denen die eine männlich, die andere weiblich sei (les deux substances chromatiques l'une mâle, l'autre femelle) sich zwar im Kern miteinander vereinigen (réunissent), aber nicht miteinander mischen (ne se confondent pas), und daß im Moment der Teilung sie sich einerseits zu zwei männlichen, andererseits zu zwei weiblichen Schleifen lokalisieren (se localisent). Es ist diese Stelle wichtig für die Frage, ob und inwiefern van Beneden an eine Kontinuität oder Individualität der Chromosomen gedacht hat; ich mache schon hier darauf aufmerksam, daß an dieser Stelle von deux substances chromatiques, nicht von geformten chromatischen Elementen die Rede ist; ich werde später noch genauer darauf zurückkommen, nachdem ich die in den Nouvelles Recherches enthaltenen Schlüsse besprochen haben werde.

Einen wesentlichen Fortschritt bedeuten van Benedens Ergebnisse über den Bau und die Zusammensetzung der chromatischen Figur. Van Beneden erinnert daran, daß er der erste war, der „corpuscules polaires", „Polkörperchen", wie Flemming später sagte, beschrieben habe[1]), es sei dies gelegentlich der Beschreibung von in Furchung befindlichen Eiern der Dicyemiden gewesen. Es ist interessant, daß van Beneden zu dieser Zeit (1884) noch der Ansicht war, daß im Ei von Ascaris die dizentrische Figur mit ihren Strahlungen erst relativ spät auftrete; die ersten Anzeichen konnte er erst im Stadium des Muttersterns finden. Er beschrieb jetzt an den Enden der Spindel kugelige Körper von homogener, leicht färbbarer Substanz und nannte sie „sphères attractives"; im Zentrum einer jeden dieser Sphären befinde sich ein Kügelchen oder eine Gruppe von Kügelchen, für die er den Namen „corpuscules polaires" beibehielt. Von den Polkörperchen ziehen Strahlen nach allen Richtungen; zuweilen seien die nach dem Äquator der Figur gerichteten

[1]) Dies war ein Irrtum; die Polkörperchen waren unter dem Namen der „Richtungsbläschen" damals längst bekannt.

deutlicher und bilden dann einen Fächer. Van Beneden hielt mit Fol die Fasern der Spindel für nichts anderes als besonders deutliche Strahlen, die von den Polkörperchen nach den chromatischen Schleifen ziehen; er hielt also die Spindelfasern für dasselbe, wie die ins Protoplasma ziehenden Polstrahlen.

Zu jener Zeit wurde ungemein lebhaft, ja man kann fast sagen, mit einer gewissen Leidenschaftlichkeit die Frage erörtert, ob die Spindelfasern aus dem Kern oder aus dem Zelleib stammen. Van Beneden hielt es nun, wenn er auch über den Ursprung der ganzen Spindelfasern nichts sagen konnte, für unbestreitbar, daß die Teile der Fibrillen, die in der Sphäre ihren Sitz haben, protoplasmatischen Ursprungs seien, die Teile dagegen, die zwischen Sphäre und Äquatorialplatte verlaufen, sich wahrscheinlich auf Kosten der achromatischen Fibrillen der Vorkerne bilden. Aber dies sei durchaus hypothetisch. Ein wesentlicher Unterschied zwischen van Beneden und allen seinen Vorgängern in Beziehung auf den Bau der Spindel bestand darin, daß während alle anderen die Spindelfasern von Pol zu Pol ziehen ließen, er fand, daß sie aus zwei selbständigen Hälften bestehen und daß sich jede Hälfte einer Spindelfaser für sich an einer chromatischen Schleife ansetze; er ließ also die Spindelfasern im Äquator unterbrochen sein. Ferner nahmen Flemming und die meisten Zellforscher damals an, daß die chromatischen Schleifen längs der kontinuierlichen Spindelfasern nach den Polen rücken, während van Beneden annahm, daß sie von den Spindelfasern, die contractile Fäden darstellten, ähnlich Muskelfibrillen, nach den Polen hingezogen würden. Bekanntlich unterscheidet man jetzt nach dem Vorgang Hermanns Mantel- und Zentralfasern der Spindel, von denen jene im Äquator unterbrochen sind und zu den Chromosomen ziehen, diese die beiden Pole miteinander verbinden. Von den Erscheinungen, die die Polzentren auf den ganzen Dotter und sogar auf die äußere Form des Eies ausüben, wird später die Rede sein; van Beneden hat dieselben an den Eiern der Ascidien und erst später abermals an den Eiern von Ascaris genauer untersucht, und es sollen diese Erscheinungen daher erst bei der Besprechung der betreffenden Arbeiten vorgenommen werden.

Wenn die sekundären Schleifen auseinanderweichen, bleiben sie durch einige Zeit noch durch „filaments réunissants" miteinander in Verbindung; während Flemming und die anderen, die diese Fäden schon kannten, dieselben für Spindelfasern hielten, war van Beneden

der Ansicht, daß es sich hier um das achromatische Stroma der auseinanderweichenden Schleifen handle. Ferner bespricht van Beneden beim dritten Teilungsstadium auch die Tatsache, daß die sekundären Schleifen in den Tochtersternen zuweilen der Länge nach gespalten erscheinen, eine Tatsache, die schon Flemming kannte. Ich verweise namentlich auf dessen Beschreibung und Abbildung in seinem Hauptwerk (Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung 1882, S. 258)[1]. Gegen Ende des Dyasterstadiums trete endlich noch der achromatische Körper der künftigen Tochterkerne in die Erscheinung, der sich wahrscheinlich von einem Teil der achromatischen Masse der Vorkerne ableite. Endlich wird noch, da ein Stadium des Tochterknäuels hier fehle, der Übergang der Tochterkerne zur Ruhe und die Teilung des Zelleibes besprochen. In dieser Hinsicht ist von Wichtigkeit, daß die Rekonstitution sich nach demselben Prozeß vollzieht, wie die Reifung des weiblichen Vorkerns (s. oben). Von den Attraktionssphären heißt es, daß sie außerhalb des Kerns bleiben und undeutlich werden.

Zum Schlusse wendet sich van Beneden sehr entschieden gegen das von Flemming aufgestellte „Gesetz von der umgekehrten Repetition der Mutterphasen durch die Tochterphasen". (Ich selbst habe mich im selben Jahre wie van Beneden und ganz unabhängig von ihm gleichfalls sehr entschieden gegen dieses sogenannte „Gesetz", das alles eher als ein Gesetz ist, ausgesprochen.) Van Beneden tut dies hauptsächlich auf Grund der Tatsache, daß bei Ascaris kein Tochterknäuelstadium unterschieden werden kann. Er kommt zu dem Schlusse: „La formule (Flemming sagt aber geradezu „Gesetz") de Flemming n'est donc pas applicable ici; on ne peut lui attribuer aucune valeur principielle" (S. 351 [567]). In dem erwähnten kritischen Referat wendet sich Flemming mit großer Lebhaftigkeit gegen diese durchaus berechtigte Kritik van Benedens, ohne auch nur den geringsten Beweis für seine Ansicht beibringen zu können (l. c. S. 179—180).

Im Schlußkapitel bringt van Beneden zunächst allgemeine Betrachtungen promorphologischer Art, vor allem über die Polarität und dann auch über die bilaterale Symmetrie von Ei und Spermatozoon und deren Bedeutung für die Frage nach Evolution und Epigenese. Darauf folgen Be-

[1]) Flemming ist auf diese Erscheinung in einer seiner späteren Arbeiten noch ausführlich zurückgekommen.

trachtungen über den Bau des Protoplasmas und des Kerns, die bereits im obigen genau besprochen sind; hier im Schlußkapitel werden sie eigentlich nur wiederholt. Van Beneden verfolgt dabei offenbar die Tendenz, zu zeigen, daß Kern und Protoplasma im wesentlichen den gleichen Bau haben und daß sie aus einem contractilen Netzwerk von Fibrillen bestehen, das an den Knotenpunkten Verdickungen zeige. Kern und Protoplasma sollen sich vor allem nur dadurch voneinander unterscheiden, daß im Gerüst des Kerns chromatische Substanz eingelagert sei[1]).

Wenn sich ein Kern zur Teilung vorbereite, verlieren die nucleoplasmatischen Elemente der Kernmembran und des Kerngerüstes ihr Chromatin, das sich nun ausschließlich in einigen Strängen oder Fäden anhäufe. Diese Stränge vereinigen sich schließlich zu einem einzigen kontinuierlichen Kernfaden (Knäuelfaden). Auch jetzt wiederholt van Beneden, daß das Corpuscule germinatif des Keimbläschens für sich allein das ganze chromatische Reticulum, mit Inbegriff der chromatischen Membran und der Nucleolen gewöhnlicher Zellen repräsentiere (S. 373 [589]). Dasselbe gelte vom Kern des Spermatozoons.

Indem van Beneden zu den Teilungsphänomenen übergeht, sagt er, daß hinsichtlich der Anfangsstadien der Teilung keine Meinungsverschiedenheiten unter den Zellforschern bestehe; man nehme ebenso wie er selbst die Existenz eines einzigen kontinuierlichen Kernfadens an, der sich dann durch Querteilung segmentiere[2]).

Von den übrigen Bemerkungen sind nur diejenigen von allgemeinem Interesse, die die zweite Längsspaltung der Chromosomen (d. h. die Längsspaltung der Tochterschleifen), von der oben

[1]) Auch hier sucht van Beneden, wie so oft, neue Namen einzuführen; so bezeichnet er als Nucleoplasma (würde besser Karyoplasma heißen) die Substanz des Kerngerüstes und der Kernmembran; beide bestehen aus einer achromatischen und einer chromatischen Substanz. Die erstere erscheine unter der Form von Fäden und einer zwischen den Fäden gelegenen Substanz. Die Fäden sind varikös („moniliforme") und bestehen aus Nucleomikrosomen (Strasburger) und Nucleofilen, welch letztere die Nucleomikrosomen miteinander verbinden. Ebenso, wie das Kerngerüst bestehe auch die Kernmembran aus Nucleofilen und Nucleomikrosomen. Wenn nun auch van Beneden Unterbrechungen oder Perforationen der Kernmembran nicht direkt gesehen hat, so nimmt er sie doch an.

[2]) Ich war der Erste, der im selben Jahre (1884) nicht bloß die Existenz eines einzigen Kernfadens, sondern auch den ausschließlichen Verlauf desselben an der Oberfläche des Kernes bestritt.

die Rede war, betreffen. Sie sind namentlich wegen der später in den Nouvelles Recherches (1887) genau formulierten Theorie der Kontinuität der Chromosomen (van Benedens Theorie) wichtig, einer Theorie, die indessen von meiner Theorie wesentlich verschieden ist. (Die Rekonstitution der Tochterkerne hat van Beneden übrigens im Jahre 1887 wesentlich anders dargestellt als hier.)

In den allgemeinen Betrachtungen stellt van Beneden nochmals die Gründe zusammen, die ihn bestimmt haben, die Bildung der Polkörperchen nicht als Zellteilung und die Polkörperchen selbst nicht als Zellen, sondern nur als Zellkerne gelten zu lassen. Diese Zusammenstellung erscheint mir wichtig genug, um sie hier, obwohl die Tatsachen schon früher angeführt wurden, zu wiederholen. Die Gründe sind also: 1. Bei der Karyokinese stehe die Teilungsebene senkrecht auf der Teilungsachse; bei der Bildung der Polkörperchen dagegen stehe sie parallel zur Teilungsachse. Diese Tatsache würde, meint van Beneden, für sich allein schon genügen, um zu beweisen, daß die Bildung der Polkörperchen keine Zellteilung sei. 2. Bei der Karyokinese entstehe zunächst aus der chromatischen Substanz des Kerns ein Knäuelfaden, der sich zuerst der Quere nach in die primären Segmente teile, die sich darauf der Länge nach in die sekundären Segmente spalten. Sowohl hierin, als auch in Beziehung auf die sich anschließenden Phänomene bestehe ein wesentlicher Unterschied gegenüber den Vorgängen bei der Bildung der Polkörperchen. Ferner weist van Beneden, wie ich glaube, mit Recht, darauf hin, daß zwischen den beiden Richtungsteilungen kein Stadium der Ruhe eingeschaltet ist, wie sonst stets zwischen zwei Zellteilungen. Ich habe darauf auch in meiner Abhandlung „Über die organbildenden Substanzen“ (1906) Bezug genommen. 3. Ebensogroße Unterschiede wie hinsichtlich der chromatischen Figuren zeigen sich auch hinsichtlich der achromatischen. Van Beneden weist hier vor allem auf das Verhalten der sogenannten Y-förmigen Figur hin. Die Richtungsspindeln seien mit den Kernspindeln nicht äquivalent. Eine pseudokaryokinetische Figur unterscheide sich von einer Kernspindel wesentlich insofern, als sie hauptsächlich aus Fibrillen bestehe, die keine Beziehungen zu den chromatischen Elementen haben. Bloß die „axialen“ Fibrillen der pseudokaryokinetischen Figur könnten auf Grund ihrer Beziehung zu den chromatischen Elementen mit den Fibrillen einer

Kernspindel verglichen werden. In morphologischer Hinsicht, meint van Beneden, seien die Polkörperchen nicht als ganze Zellen zu bezeichnen, sondern nur mit Zellkernen zu vergleichen und in physiologischer, meint er, stellen sie die Gesamtheit der männlichen Elemente des Kernes der Eizelle dar: Vor der Reifung sei das Ei ein Hermaphrodit, wie jede Zelle des Körpers; während der Reifung stoße es die männlichen Elemente ab. Auch über die Beteiligung des Protoplasmas des Spermatozoons bei der Befruchtung äußert er sich noch einmal (auf S. 397 [613]): Die Tatsache, daß bei der Reifung des Eies auch etwas Protoplasma ausgetrieben werde, lasse die Vermutung zu, daß das Spermatozoon nicht bloß ein Kernelement, nämlich den männlichen Vorkern, bei der Befruchtung liefere, sondern auch protoplasmatische Elemente, welche zum Ersatz der perivitellinen Substanz bestimmt seien. Und nun folgen die mit seinen früheren Ausführungen (s. oben) im Widerspruch stehenden, aber heute ungemein wichtigen Worte: „*Rien n'autorise à affirmer que le rôle du protoplasme spermatique est secondaire dans la fécondation,* mais j'ai signalé quelques faits qui permettent de douter de l'importance de l'apport protoplasmique. *Cette question reste entièrement ouverte.*"

Aus der Zusammenstellung und Schlußfolgerung der Beobachtungen über die Befruchtung hebe ich nur folgendes hervor: Die Befruchtung ist perfekt, wenn die beiden Vorkerne gebildet sind; die Konjugation dieser Vorkerne sei unwesentlich; hierin trat van Beneden O. Hertwig sehr entschieden entgegen. Die Befruchtung sei ein Ersatz der ausgestoßenen Elemente durch neue; dadurch werde die Zelle verjüngt. Die Fähigkeit der Zellen, sich durch Teilung zu vermehren, sei wahrscheinlich beschränkt; es komme ein Zeitpunkt, wo sie nicht mehr teilungsfähig sind, wenn sie nicht durch Befruchtung eine Verjüngung erfahren. Die einzigen Zellen, die einer solchen Verjüngung fähig sind, seien bei den Pflanzen und den Tieren die Eier; die einzigen Zellen, die fähig sind, diese Verjüngung zu bewirken, seien die Spermatozoen. Alle anderen Zellen eines Individuums seien dem Tode geweiht. So sei also die Befruchtung die Bedingung der Kontinuität des Lebens; durch sie entgeht der Erzeuger dem Tode[1]).

---

[1]) Diese Hypothese hatte van Beneden zuerst im Jahre 1876 ausgesprochen (vgl. oben).

Kurze Zeit nach den Recherches sur la maturation veröffentlichte van Beneden zusammen mit Julin eine kurze Abhandlung über die Spermatogenese von Ascaris meg., die er selbst als notwendige Ergänzung seiner Monographie bezeichnete. Van Beneden und Julin unterschieden drei Perioden der Spermatogenese: Zunächst erzeugen die Spermatomeren die Spermatogonien; jede Spermatogonie teile sich darauf in vier Spermatocyten, die zusammen je eine Spermatogemme bilden; jede Spermatocyte liefere gegen das Zentrum der Spermatogemme eine „Portion cytophorale", und diese vier Portionen stellen in ihrer Gesamtheit den Cytophor dar. Im weiteren Verlauf trennen sich die Spermatozoen vom Cytophor. Entsprechend den drei Perioden der Spermatogenese unterscheiden van Beneden und Julin am Hoden drei Regionen: Eine Région formative, eine Région de maturation und eine Région de multiplication. In der ersten Region scheine bei der Zellteilung im Äquatorialstadium (Mutterstern) eine Partie der chromatischen Substanz in Form eines „Residualkörperchens" (globule résiduel) ausgetrieben zu werden; diese Körperchen erinnern nach van Beneden durch ihren Bau und ihre Genese an die Richtungskörperchen des Eies. Van Beneden und Julin neigen zu der Ansicht, daß jede Spermatomere nacheinander zwei Residualkörperchen austreibe und daß der infolge davon reduzierte Kern nur mehr zwei chromatische Schleifen einschließe. In der zweiten Region bilden sich keine Residualkörperchen mehr, aber man findet stets solche zwischen den Spermatogonien. Darauf folgt eine ausführliche Beschreibung der Vorgänge in der dritten Region, namentlich der Bildung des sogenannten Cytophors. Ich gehe darauf nicht näher ein, sondern hebe nur aus den Schlußbemerkungen folgendes hervor: Geradeso wie das Ei, nachdem es die Reifung durchgemacht habe, eine reduzierte Zelle sei, der van Beneden den Namen gonocyte femelle gegeben hat (s. oben), so sei auch das Spermatozoon eine reduzierte Zelle. Die Reduktion vollziehe sich in zwei voneinander getrennten Entwicklungsstadien: sie betreffe zuerst die Spermatomeren und dann die Spermatogemmen. Während jede Spermatocyte in die Bildung des Cytophors eingeht, werden die Residualkörperchen von den Spermatomeren erzeugt, derart, daß nicht bloß jeder Spermatocyt und infolgedessen jedes Spermatozoon, sondern selbst jede Spermatogonie nur einen reduzierten Kern besitze. Wie sorgfältig die Untersuchungen van Benedens und Julins waren, geht u. a. aus den späteren Untersuchungen

über Spermatogenese von Ascaris, vor allem denen O. Hertwigs (Arch. f. mikr. Anat., Bd. 36, 1890) und Brauers (ebd., 42. Bd., 1893) hervor. Hertwig hat die drei von van Beneden unterschiedenen Regionen des Hodens als Keimzone, Wachstumszone und Reife- oder Teilzone unterschieden und für die Stadien der Spermatogenese die in Deutschland jetzt allgemein gebräuchlichen Bezeichnungen La Valette St. Georges: Spermatogonien, Spermatocyten und Spermatiden benutzt. Abgesehen von diesen mehr äußerlichen und nebensächlichen Differenzen bestehen allerdings auch tiefergehende; so haben, um nur ein Beispiel anzuführen, van Beneden und Julin die Tetraden der Vorstadien der Teilung, wenn sie dieselben auch vor Augen gehabt haben, doch in ihrer Bedeutung nicht erkannt. Auch leidet die Abhandlung sehr wesentlich darunter, daß ihr keine Abbildungen beigegeben sind; schon O. Hertwig hat darüber geklagt und gesagt, daß er sich nicht immer ein klares Bild darüber machen konnte, inwieweit ihre (van Benedens und Julins) Beschreibung sich mit der seinigen vereinbaren lasse. Eine ähnliche Klage findet man später auch bei Brauer. Aber trotz dieser Unklarheiten und Mängel ist die Arbeit gut; vor allem hat sich der Grundgedanke, der sie durchzieht und trägt, der Gedanke, daß das Spermatozoon, ebenso wie das reife Ei, eine reduzierte Zelle sei, als durchaus richtig erwiesen. Ebenso ist der Gedanke eines Parallelismus von Ei- und Samenreifung durchaus Eigentum van Benedens.

Im gleichen Jahre (1884) erschien die mit Recht berühmt gewordene Arbeit über die Furchung der Ascidien in ihren Beziehungen zu der Organisation der Larve. Von ihr wird noch im 4. Kapitel dieser Abhandlung die Rede sein. Hier sollen nur diejenigen Beobachtungen berücksichtigt werden, die sich auf die feineren Vorgänge bei der Furchung beziehen. Van Beneden betont zunächst, daß sich die Karyokinese in derselben Weise vollziehe wie bei Ascaris megalocephala. Sodann unterscheidet er an der Oberfläche einer in Teilung begriffenen Blastomere zwei Systeme konzentrischer Kreise, für die er den Namen Systèmes antipodes vorschlägt. Den inneren Kreis nennt er die Zone polaire; dieser sei von einem anneau circumpolaire umgeben. Zu diesen Kreisen ziehen starke Radien, die sich an der Oberfläche des Protoplasmas inserieren. Die Radien oder vielmehr die Fibrillen, die sich an der Oberfläche des Eies längs der Polar- und Circumpolarfurchen inserieren, bilden zwei ineinander-

geschachtelte Kegel: den cône polaire und den cône circumpolaire. Die Fibrillen erzeugen diese Kegel, deren Spitzen den Zentren der Attraktionssphären entsprechen. Diese Kegel sind den Kegeln von Fibrillen entgegengesetzt gerichtet, die von den Attraktionssphären nach der Kernplatte ziehen und je eine Halbspindel bilden; jede Halbspindel bezeichnet van Beneden als cône principal (Hauptkegel). Aus einer Bemerkung auf S. 14 der Arbeit geht hervor, daß van Beneden zu dieser Zeit (1884) die neuen Attraktionssphären noch nicht von den alten ableitete. — Die Attraktionssphären, Polar-, Circumpolar- und Hauptkegel sind Teile, die man an jedem Aster unterscheiden müsse, und die Antipodensysteme, die Polar- und Circumpolarfurchen sind Äußerungen und Wirkungen, die sich im Moment der Teilung vollziehen. Sie haben wahrscheinlich ihre Ursache in der Kontraktilität der die Asteren zusammensetzenden Fibrillen. Diese Kontraktilität manifestiert sich einerseits an der Oberfläche der Blastomeren, andererseits an den sekundären chromatischen Platten, deren Auseinanderweichen sie bestimmen. Es scheine daher, daß die Ursache der Zellteilung im Protoplasma ihren Sitz habe und daß das Auseinanderweichen der sekundären chromatischen Schleifen eine Wirkung gleicher Ordnung sei, wie das Auftreten der Antipodensysteme an der Oberfläche (S. 14).

In den folgenden Jahren war van Beneden teils mit der Untersuchung der Keimblätterbildung der Säugetiere, teils mit der weiteren Verfolgung der feineren Vorgänge der Befruchtung und Zellteilung von Ascaris meg. beschäftigt. Über die Ergebnisse der ersteren Untersuchungen berichtete er, wie wir noch sehen werden, zuerst im September 1886 auf der Naturforscherversammlung in Berlin; über die Ergebnisse der letzteren erschien die erste gedruckte Mitteilung im offiziellen Moniteur belge vom 20. August 1887. Aber schon lange vorher hatte van Beneden Freunde und Bekannte in die Resultate seiner Beobachtungen eingeweiht. Dies gilt vor allem von seiner Theorie der Kontinuität oder Persistenz der Zentralkörperchen (Centrosomen), die er schon im Jahre 1885 brieflich Flemming und mündlich Weismann mitgeteilt hatte; im folgenden Jahre, gelegentlich der Naturforscherversammlung in Berlin, hatte ich das Glück, van Beneden, mit dem ich bis dahin nur in brieflichem Verkehr gestanden hatte, persönlich näherzutreten; dabei erzählte er mir sowohl von seinen Beobachtungen über die Per-

sistenz der Centrosomen, als auch von zahlreichen anderen, damals noch nicht publizierten Ergebnissen seiner neuen Untersuchungen. Etwas später, im Februar 1887, trug er seine Resultate in einer Konferenz der Société de Microscopie de Bruxelles, der unter anderen Errera und Francotte beiwohnten, vor und demonstrierte zugleich seine Präparate. Endlich, am 6. August 1887, überreichte er der kgl. belgischen Akademie der Wissenschaften seine „Nouvelles recherches" und fügte zugleich ein kurzes Résumé seiner Resultate bei. Dasselbe ist, wie gesagt, im Moniteur belge vom 20. August[1]) abgedruckt. Ich führe alles das hier an, weil es für die Frage nach der Priorität der Theorie von der Persistenz der Centrosomen von Wichtigkeit ist. Ich werde auf diesen Gegenstand im Anhang dieses Kapitels noch zurückkommen und beschränke mich hier darauf, den Wortlaut des Résumés, soweit dieser die erwähnte Frage betrifft, mitzuteilen. Auf S. 2498 heißt es: „Les auteurs (die Recherches wurden nominell von van Beneden und Neyt herausgegeben; vgl. darüber unten) sont arrivés à des résultats nouveaux, complètement inattendus, en ce qui concerne l'origine et la destinée des sphères attractives et des corpuscules polaires qui siègent au centre de ces sphères.

1. Ces corps apparaissent, ou plutôt existent déjà, dans l'œuf, alors que les pronucléus sont encore réticules et fort écartés l'un de l'autre.

2. Les deux sphères apparaissent simultanément.

3. Elles sont toujours reliées l'une à l'autre et contiguëes.

4. Leur position relativement aux pronucléus varie considérablement tantôt elles se projettent entre les pronucléus; le plus souvent, on les voit d'un même côté des éléments nucléaires; ils sont tantôt plus ou moins écartés des deux pronucléus, tantôt plus rapprochés de l'un d'eux.

5. Au moment où un gros cordon chromatique s'est constitué dans chacun des pronucleus adjacents l'un à l'autre, les sphères attractives deviennent les pôles de la figure dicentrique.

6. La plus grande partie du fuseau achromatique se constitue aux dépens des sphères attractives.

7. Elles déterminent la formation des asters et les fuseaux achromatiques ne sont que des portions de ces asters.

[1]) Die betreffende Nummer wurde mir von van Beneden geschickt, als er mir über seine Stellung zu Boveri schrieb (vgl. darüber den Anhang).

8. Les rayons des asters sont formés par des filaments contractiles et toute la division karyokinétique est déterminée par l'activité des éléments constitutifs des asters.

9. Les astres sont l'expression d'une structure et d'une disposition déterminée du treillis protoplasmique. Cette disposition est éphémère: elles caractérise certains stades de la mitose.

10. Les sphères, qui répondent aux portions centrales des astres constituent au contraire des organes permanents de la cellule, qui subsistent après la disparition des figures stellaires.

11. Au stade de la division que Flemming a appelé dyaster les corpuscules centraux des sphères s'allongent en bâtonnets qui, après s'être étranglés à leur milieu, se resolvent en deux corpuscules.

12. Ceux-ci deviennent les centres de deux sphères nouvelles adjacentes entre elles et situées d'un même côté du noyau dans la cellule au repos; les deux sphères dérivées proviennent de la division de la sphère antérieure.

13. Lorsque la cellule se prépare de nouveau à sa division, les sphères filles s'écartent l'une de l'autre, gagnent deux points opposés du noyau, donnent naissance à une nouvelle figure dicentrique et determinent la division de la cellule suivant un plan perpendiculaire au plan de séparation des cellules mères."

Und nun heißt es: „Conclusions: *Les sphères attractives et les corpuscules polaires qu'elles renferment constituent des organes permanents de la cellule, coexistant avec le noyau, d'un même côté de ce dernier.* Elles déterminent la division cellulaire et procèdent elles-mêmes par division de sphères antérieures, tout comme le noyau lui-même provient, d'un noyau antérieur." Die in Kursiv gesetzten Worte sind auch im Moniteur durch Kursivschrift hervorgehoben.

Bald nach jener Notiz im Moniteur belge erschienen in den Bulletins der Akademie die „Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale". Ich zähle diese ohne Bedenken zu den klassischen Arbeiten auf biologischem Gebiete und bin sogar der Ansicht, daß sie in mancher Hinsicht der Monographie vorzuziehen sind, wenn sie auch nichts über die Reifung des Eies enthalten. Ich bemerke aber, daß ich in vielen Punkten anderer Meinung bin als van Beneden. Hinsichtlich der Bildung der Vorkerne hebt van Beneden hervor, daß in die des männlichen Vorkerns einzig und allein der Kern des Spermatozoons eingehe; das Protoplasma des Spermatozoons unterliege wäh-

rend der Reifung des Eies einer fortschreitenden Degeneration. Mit ganz besonderem Nachdruck hebt van Beneden hervor, daß der Zeitpunkt, in welchem sich auf Kosten des kleinen chromatischen Kernes des Spermatozoons der männliche Vorkern bilde, genau mit dem Zeitpunkt, in welchem der weibliche Vorkern auf Kosten der chromatischen Elemente der zweiten pseudokaryokinetischen Figur entstehe, zusammenfalle. Die Bildung und Weiterentwicklung der beiden Vorkerne laufe also genau parallel. —

Was die Prophasen der Teilung betrifft, so betont van Beneden, daß in der ungeheueren Mehrzahl der Fälle bei Ascaris meg. keine Konjugation der beiden Vorkerne eintrete. Die beiden Vorkerne erreichen ihre volle Ausbildung, ohne miteinander zu verschmelzen. Es bilde sich in jedem Pronucleus ein einziger kontinuierlicher Chromatinfaden, dessen Schlingen ausschließlich an der Oberfläche des Kerns verlaufen. Dazu bemerke ich, daß schon ich gefunden hatte, daß beim Salamander im Knäuelstadium weitaus die meisten chromatischen Fäden dicht unter der Kernmembran verlaufen, daß aber hier zweifellos einzelne Fäden auch durch den Binnenraum ziehen. Van Beneden kann in jedem Pronucleus ein Champ polaire (Polfeld) erkennen, wie ich es zuerst vom Knäuelstadium des Salamanders beschrieben habe. Von diesem Befunde hatte mir van Beneden schon im Jahre 1886 mündlich Mitteilung gemacht. Sodann erfolge eine Querteilung eines jeden der beiden Knäuelfäden, so daß also nunmehr in jedem Vorkern zwei chromatische Fäden vorhanden seien; dabei sei der eine der beiden Fäden, die durchaus Schleifenform haben, meistens ein wenig kürzer als der andere. Wenn sich die beiden Vorkerne aneinanderlegen, sind die beiden Polfelder nach derselben Seite und zugleich gegen die Attraktionssphären gerichtet. Nun schwinde alsbald die Membran der beiden Vorkerne, und von dieser Zeit an sei es unmöglich, väterliche und mütterliche Schleifen auseinanderzuhalten. Darauf erfolge die Längsteilung und das Auseinanderweichen der Schleifenhälften (sekundäre Schleifen) nach den beiden Polen. (Hier wird in einer Anmerkung die Frage nach der Priorität der Entdeckung dieser Erscheinung besprochen. Ich werde darauf im Anhang zu diesem Kapitel zurückkommen.) Mit ganz besonderem Nachdruck hebt van Beneden gegen O. Hertwigs Theorie der Befruchtung hervor, daß aus dem ganzen Verlaufe der Teilung der ersten Blastomere mit voller Sicherheit hervorgehe, daß das Chromatin der Kerne der

zwei ersten Blastomeren zur Hälfte vom männlichen, zur Hälfte vom weiblichen Vorkern stamme, und daß zu keiner Zeit eine Verschmelzung oder Mischung, noch weniger eine Imprägnation des väterlichen und mütterlichen Chromatins stattfinde (ni fusion, ni mélange, moins encore d'imprégnation [Durchdringen Hertwig]).

Während er sich in der Monographie noch mit einiger Reserve über die Möglichkeit der Beteiligung des Protoplasmas des Spermatozoons an der Befruchtung äußerte, glaubt er jetzt eine solche entschieden in Abrede stellen zu sollen. Er schließt: „1. que le noyau est le support exclusif des propriétés héréditaires et l'organe directeur du développement, de la forme et de la fonction; et 2. que l'hérédité se conçoit chez les êtres les plus compliqués, au même titre et de la même manière que chez les Protozoaires qui se multiplient par division. La première de ces conclusions a été surtout mise en lumière, après[1]) la publication de nos recherches sur la fécondation chez l'Ascaris, par Strasburger, par O. Hertwig, par Weismann et par Kölliker" (S. 25). Hier hat sich van Beneden von den von ihm zitierten Autoren ins Schlepptau nehmen lassen. Es kann für mich, nachdem ich die schönen und überzeugenden Präparate Helds über die Befruchtung von Ascaris meg. gesehen habe, auch nicht einen Augenblick zweifelhaft sein, daß bei der Befruchtung auch das Protoplasma — und zwar bestimmt geformte Teile des Protoplasmas des Spermatozoons — eine wichtige Rolle spielen. Übrigens glaube ich, daß sich die erwähnten Autoren weniger durch die Untersuchungen van Benedens, die doch die Möglichkeit einer Teilnahme des Protoplasmas keineswegs bestimmt ausschließen, als durch ihre eigenen Untersuchungen, namentlich aber durch diejenigen O. Hertwigs, haben leiten lassen.

Einen breiten Raum in den Nouvelles recherches nimmt die Erörterung der Theorie der Befruchtung und die Polemik gegen O. Hertwig, Strasburger und andere, vor allem aber gegen den erstgenannten Forscher, ein. Gleich in den einleitenden Worten betont er, daß seine Theorie von derjenigen Hertwigs, die heute in Deutschland allgemein angenommen sei, „toute différente" sei. O. Hertwig hat später (1890) dagegen eingewendet, daß ein so wesentlicher Unterschied nicht bestehe. Allerdings hatten R. und O. Hertwig

[1]) Dies stimmt mit den Tatsachen nicht ganz überein; vgl. übrigens das oben Gesagte.

in einer Arbeit „Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des frischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agenzien“ im Jahre 1887 die Ansicht ausgesprochen, daß es sich bei der Befruchtung nicht etwa um eine bloße Konjugation oder Verschmelzung der Substanzen von Ei und Spermakern handle, sondern vielmehr darum, daß sich diese Substanzen völlig durchdringen, und daß nur dann, wenn ein solches einander Durchdringen stattfinde, Kerne entstehen, „welche mit allen für die weitere Entwicklung nötigen Lebenseigenschaften ausgerüstet“ seien. Van Beneden hatte zweifellos recht, auf Grund seiner Beobachtungen eine solche Ansicht aufs schärfste zu bekämpfen. Hat doch O. Hertwig selbst im Jahre 1890 zugegeben, daß er seine damalige Ausdrucksweise berichtige und daß der zitierte „Satz in dieser Form für die ersten Teilstadien des Furchungskerns nicht zutrifft“ (S. 103); aber nichtsdestoweniger hielt er an seiner „Verschmelzungstheorie der Kerne“ und seiner Opposition gegen die „Ersatztheorie“ van Benedens, sowie auch gegen die Lehre von der Individualität der Chromosomen (und zwar auch in der Form, die ihr van Beneden gab, wovon später die Rede sein wird) fest. Im Gegensatz zu Hertwig sieht van Beneden in der Konjugation oder Verschmelzung der Pronuclei ein ganz akzessorisches und in gewissem Sinne akzidentelles Phänomen. Während nach Hertwig die Bildung der Richtungskörper ein Prozeß ist, der nicht wesentlich von einer gewöhnlichen Mitose verschieden sei, sind nach van Beneden Befruchtung und Reifung des Eies untrennbare Phänomene in dem Sinne, daß die letztere notwendig der ersteren vorausgehe; die Befruchtung bestehe im wesentlichen in einem Ersatz (remplacement), in der Substitution eines vom Ei unter der Form der Richtungskörperchen ausgestoßenen Halbkerns durch einen vom Männchen beigestellten und in Form eines Spermatozoons eingeführten Halbkerns. — Wie mir scheint, wird heute jeder, der eine Kontinuität oder Individualität der Chromosomen annimmt, der Ersatztheorie van Benedens den Vorzug vor der Verschmelzungstheorie O. Hertwigs geben müssen. Vielleicht aber würde es sich empfehlen, nicht so sehr die Begriffe männlich und weiblich, oder väterlich und mütterlich in den Vordergrund zu stellen, wie dies von van Beneden geschehen ist. Ich fasse die Befruchtung auf als die Vereinigung zweier Halbzellen — nicht bloß zweier Halbkerne — zu einer neuen ganzen Zelle. Die Halbzellen, als welche wir die männlichen und weiblichen

Geschlechtsprodukte bezeichnen, sind aus ganzen Zellen durch einen eigenartigen, von einer gewöhnlichen Mitose in gewissen Punkten verschiedenen Teilungsprozeß[1]), den wir als Reifung bezeichnen, hervorgegangen. Im männlichen Geschlecht liefert dieser Teilungsprozeß gleich große, im weiblichen ungleich große Halbzellen. — Durch die Reifung werden in beiden Geschlechtern zwei verschiedene Arten oder Sorten von Geschlechtsprodukten oder Halbzellen geliefert. Die Geschlechtsbestimmung hängt davon ab, ob bei der Befruchtung zwei gleichnamige oder aber zwei ungleichnamige Halbzellen miteinander zur Vereinigung kommen. Ich werde auf diesen Gegenstand noch im Anhange zurückkommen, wenn ich meine Hypothese der Reifung der Ei- und Samenzellen auseinandersetzen werde.

Von besonderer Wichtigkeit ist van Benedens Darstellung des Wiederaufbaues des Kerngerüstes aus den Tochtersternen. Denn mit dieser Darstellung hängt seine Theorie der Kontinuität oder Individualität der Chromosomen, die sich von meiner sehr wesentlich unterscheidet, aufs innigste zusammen. Wie schon früher erwähnt, unterscheidet van Beneden bei Ascaris kein Stadium der Tochterknäuel, sondern läßt die Tochtersterne direkt in die ruhenden Kerne übergehen. Dabei läßt er das Kerngerüst in anderer Weise aus den Chromosomen der Tochtersterne entstehen, wie Flemming und ich. Zunächst hebt er hervor, daß der den Schleifenwinkel bildende zentrale Teil des Chromosoms sich in zahlreiche Windungen lege, während die verdickten Enden der Schleifen mehr oder weniger gerade gestreckt bleiben. Ganz gewöhnlich sei der eine Schenkel einer jeden Schleife länger als der andere; der längere der beiden Schenkel ziehe sich niemals in den zentralen Teil des Sterns zurück, aus dem sich der größte Teil des Kerns bilde; er bilde sich vielmehr zu einem Kernlappen um, der während der ganzen Ruhe des Kerns erhalten bleibe. Nun nehmen die anfangs dem Anschein nach homogenen Chromosomen ein punktiertes Aussehen an; sie lösen sich in feine Körnchen auf, die untereinander durch feine Fäden verbunden sind; so bilde sich allmählich eine spongiöse Struktur aus. Früher oder später, manchmal sogar schon in der Metakinese, trete eine Längsspaltung der Chromo-

[1]) Vgl. darüber meine weiter unten mitgeteilten Untersuchungen, die die beiden Reifungsteilungen als wesentlich verschiedene Vorgänge erkennen lassen; daß sie dies sind, hat schon Weismann vermutet.

somen ein, so daß also nunmehr jeder Tochterstern statt aus den ursprünglichen vier aus acht langen, punktierten Strängen bestehe, die in der zentralen Partie des Sternes gewunden und an den Enden verdickt und angeschwollen sind. An der Rekonstruktion des Kernes beteilige sich das Protoplasma der Zelle nicht oder wenigstens nicht direkt. Die chromatischen Stränge imbibieren sich nach Art eines Schwammes, und die Flüssigkeiten, die zu dieser Imbibition verwendet werden, leiten sich zwar zweifellos vom Zellprotoplasma ab, aber ein direkter Übergang von Protoplasma in Kernsaft komme doch nicht vor. „Le noyau se reconstitue exclusivement aux dépens des cordons chromatiques gonflés, qui finissent par se toucher entre eux, de façon à donner naissance à une masse réticulée, unique en apparence, mais en réalité constituée de quatre parties distinctes juxtaposées entre elles, et organiquement liées en un tout unique en apparence qui est le noyau au repos" (S. 47). — Diese Art des Überganges der Tochterschleifen in das Reticulum des ruhenden Kerns unterscheide sich durchaus von der Bildung des Knäuelfadens auf Kosten des Reticulums am Beginn der nächsten Teilung. Die nun folgenden Auseinandersetzungen sind im Auszug nicht gut wiederzugeben, und ich muß sie daher in Anbetracht ihrer Wichtigkeit wörtlich hierhersetzen. Sie lauten: „Quand, en effet, au moment où une nouvelle division va se produire, un cordon chromatique se reconstitue dans le noyau lobulé d'un blastomère d'Ascaris, on voit, dans chacun des lobes, la chromatine se concentrer dans un filament; celui-ci décrit à la surface de toutes les parties du noyau et de chaque lobe en particulier, de nombreuses sinuosités. La direction moyenne de ces flexuosités est transversale. Quand le trajet de ce cordon se simplifie et qu'en même temps il devient plus épais, ce qui permet de suivre son trajet, on peut s'assurer de ce fait que le cordon ne se termine pas par un bout libre, à l'estrémité du lobe nucléaire aux dépens duquel il s'est formé, mais qu'arrivé au bout du lobe, il rebrousse chemin, remonte vers la racine du lobe et se continue dans le corps nucléaire. La segmentation transversale de ce cordon s'accomplit à l'extrémité des lobes marginaux transformés. Il en résulte qu'aux dépens d'une anse chromatique originelle se forment ou bien de portions de deux anses différentes, ou les deux extrémités d'une même anse. En d'autres termes, il résulte clairement de nos observations que les anses chromatiques aux dépens desquelles s'édifie un noyau, ne se retrouvent pas comme

telles dans les anses chromatiques, qui se formeront, au moment de la division subséquente, au dépens de ce noyau.

Nous n'avons jamais constaté, au stade dit spirem d'un noyau de blastomère, en voie de division, un cordon pelotonné unique, mais toujours deux; chacun d'eux fournit à la plaque équatoriale deux anses primaires par division transversale. Il est donc probable, quoique nous n'ayons pas réussi à le constater par l'observation, que des quatre anses, aux dépens desquelles se reconstitue un noyau, deux se juxtaposent bout à bout par une de leurs extrémités, qu'elles restent, au contraire, distinctes par les autres extrémités, et que le deux groupes, comprenant deux anses chacun, restent indépendants l'un de l'autre, dans le noyau au repos.

Si nous désignons par *a*, *b*, *c*, *d* les quatre anses d'un dyaster, le noyau au repos, formé aux dépens de ces anses, peut être représenté par la formule *ab*, *cd*. Si nous appelons *m*, *n*, *p*, *q* les anses chromatiques qui se formeront aux dépens de ce noyau au moment de la division subséquente, *m* n'est pas égal à *a*, *n* à *b*, *p* à *c* et *q* à *d*, mais $m = \frac{1}{2}\,ab$, $n = \frac{1}{2}\,ab$, $p = \frac{1}{2}\,cd$, $q = \frac{1}{2}\,cd$[1]." Und nun schließt van Beneden folgendermaßen: „Il n'est malheureusement pas possible de décider si les groupes *ab*, *cd* procèdent, le premier, des anses paternelles, le second, des anses maternelles, ou si les anses paternelles répondent aux éléments *a*, *c*, les anses maternelles aux groupes *b*, *d*; si, en d'autres termes, les éléments paternels et maternels restent séparés dans la série des générations cellulaires successives, ou si, au contraire, il s'opère des unions bout à bout d'un élément paternel et d'un élément maternel. La première hypothèse parait plus probable, si l'on se rapelle que, dans la première cellule de l'embryon où le noyau est représenté par deux pronucléus séparés, il ne s'opère aucune apposition bout à bout des éléments chromatiques paternels et maternels. Il est difficile d'admettre que la première cellule de l'embryon diffère beaucoup des cellules qu'elle engendre" (S. 47—49).

Mit Recht hat O. Hertwig (1890) dazu bemerkt: „Während er (van Beneden) die Individualität der chromatischen Elemente preisgibt, sucht er die Möglichkeit zu retten, daß wenigstens väterliche und mütterliche Erbmasse in allen Kerngenerationen getrennt bleibt." —

[1]) Im Texte wird an vielen Stellen auf die Figuren verwiesen; ich habe diese Hinweise benützt, als ich die gleich zu erwähnenden Schemata entwarf.

Ich habe, um die Auseinandersetzungen van Benedens verständlicher zu machen, seine Theorie unter Zugrundelegung seiner Figuren durch nebenstehende Schemata (Fig. 2, IV—VI) zur Anschauung zu bringen gesucht. Die erste der drei Figuren (IV) stellt einen Tochterstern (Dyaster) in Polansicht dar. Die zweite (V) soll das

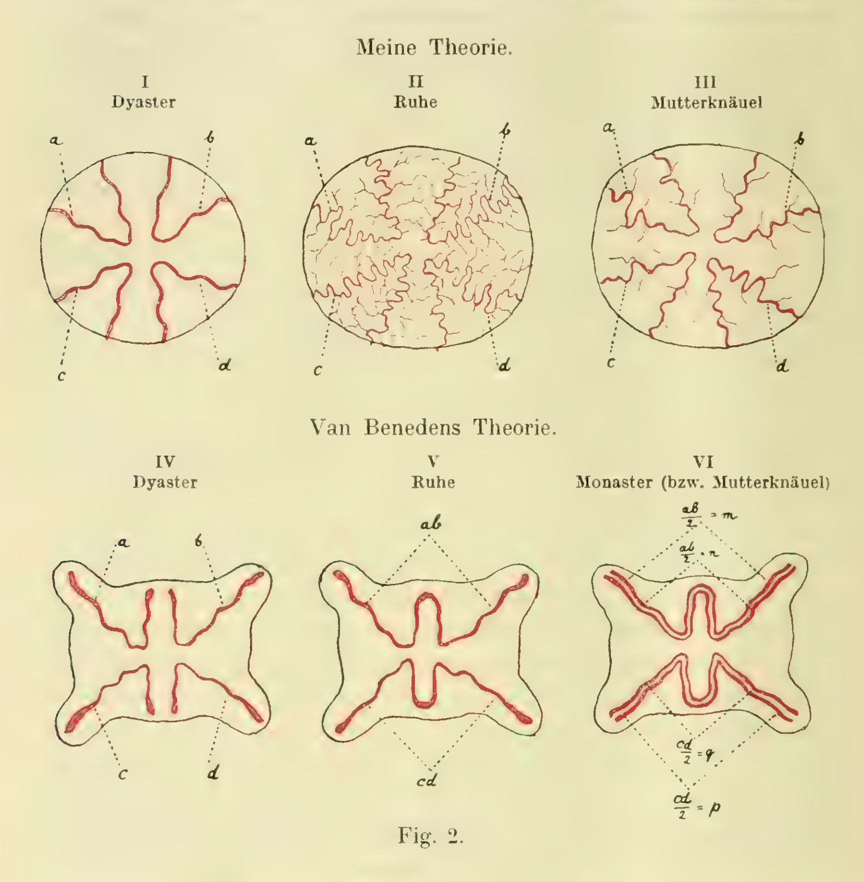


Fig. 2.

Ruhestadium zur Anschauung bringen. Das Wesentliche dabei ist, daß die Schleifen *a* und *b* und ebenso die Schleifen *c* und *d* sich mit ihren kurzen Schenkeln verbunden haben. Genau genommen, hätte man sich nach der Auseinandersetzung van Benedens statt jeder der beiden langen Schleifen (*ab* und *cd*) einen aufgequollenen retikulierten Strang vorzustellen, dessen Ränder vielleicht, entsprechend der im Dyasterstadium oder selbst noch früher auftretenden Längsspaltung der Chromosomen, an den Rändern dicke Säume zeigten.

Die dritte Figur (VI) endlich zeigt, wie aus den chromatischen Strängen des Ruhestadiums die primären Chromosomen des nächsten Mutterknäuels (*m*, *n*, *p* und *q*) entstehen und in welcher Weise sie auf die Schleifen des Dyasterstadiums zurückzuführen sind. Ich setze diesen drei Schemata gleichfalls in drei Figuren (I—III) eine Illustration der von mir im Jahre 1884 aufgestellten Theorie der Kontinuität der Chromosomen an die Seite, die dann im Jahre 1890 von O. Hertwig (l. c. S. 104), nicht von Boveri, als „Individualitätshypothese der Chromosomen" bezeichnet wurde. Die erste Figur (I) zeigt hier das Dyasterstadium in Polansicht, die zweite (II) das Stadium der Ruhe, die dritte (III) den Beginn der Bildung des Mutterknäuels der nächsten Teilung. Ein flüchtiger Blick genügt, um sich zu überzeugen, daß meine Theorie von derjenigen van Benedens fundamental verschieden ist. — Ich komme darauf später noch zurück.

Das nächste Kapitel oder der nächste Paragraph dieser inhaltreichen Arbeit handelt vom Ursprung der Attraktionssphären, der Asteren und der achromatischen Spindel[1]). Wie schon oben gesagt, bezeichnete van Beneden als sphères attractives die zentralen Portionen der Asteren. Die Enden der achromatischen Spindel bilden demnach auch einen Teil der Attraktionssphären. Nun folgt eine sehr genaue Beschreibung der Sphären mit ihren Polkörperchen, die man besser „corpuscules centraux" nennen solle, und ihrer zone medullaire und zone corticale; auch die cônes principaux (Hauptkegel) und cônes antipodes werden genau besprochen. Es sei leicht, sich davon zu überzeugen, daß die achromatischen Fibrillen „moniliformes" seien, das heißt, daß sie aus Mikrosomen bestehen, die durch „interfils" miteinander verbunden seien. Man könne auch hier und da sehen, daß die Mikrosomen benachbarter Fibrillen der Quere nach miteinander verbunden sind; es sei sehr wahrscheinlich, daß die Fibrillen nur deutlichere Teile des protoplasmatischen Gerüstes sind, die infolge ihrer größeren Dicke schärfer hervortreten (S. 54).

Nun wird die Stellung der Teilungsachse der ersten Mitose und ihr Verhältnis zur Medianebene des Eies ausführlich besprochen;

[1]) In ihm hebt van Beneden u. a. hervor, daß er als Erster im Jahre 1874 in den Recherches sur les Dicyémides die Polkörperchen beschrieben habe. Dies ist nicht richtig; die Polkörperchen („Richtungskörperchen") der Gastropoden waren zu jener Zeit längst bekannt.

desgleichen der Ursprung der Attraktionssphären. Wenn auch van Benden über diesen Punkt keine bestimmten Angaben machen kann, so neigt er doch zu der Ansicht, daß sie sich von der zweiten pseudokaryokinetischen Figur herleiten. Demnach wären sie also mütterlichen Ursprungs, eine Ansicht, die sich bekanntlich, wenigstens insofern die Centrosomen in Betracht kommen, als unrichtig erwiesen hat.

Und nun folgen die wichtigen Auseinandersetzungen über das Verhalten der Attraktionssphären und der in ihrem Innern enthaltenen Zentralkörperchen in der Ruhe und während der Teilung. „L'étude des préparations ... nous a montré qu'elles (sc. die sphères attractives) ne disparaissent pas, qu'elles persistent à côté des noyaux, en tant que portions différenciées du corps cellulaire, *avec leurs corpuscules centraux, à tous les moments de la vie cellulaire*[1])" (S. 61).

Hinsichtlich des Verhaltens der Spindelfasern gibt van Beneden eine Beschreibung, die jetzt wohl allgemein als richtig anerkannt ist, die aber zu einem Teil bald darauf von Boveri bestritten wurde. Van Beneden läßt den größten Teil der Fibrillen der chromatischen Spindel sich an den chromatischen Schleifen ansetzen. Dieser Teil der Spindel bestehe also aus zwei Halbkegeln; ihre Fasern wurden später bekanntlich von Drüner als „Mantelfasern" bezeichnet. In Beziehung auf diese beiden Halbkegel stimmt Boveri mit van Beneden überein; dieser gibt aber außerdem an, daß eine gewisse Anzahl von Fibrillen die zwei Zentren der dizentrischen Figur miteinander verbinden; es sind das dieselben Fibrillen, die bald darauf (1891) Hermann (Arch. f. mikr. Anat., 36. Bd.) als „Zentralspindel" zusammenfaßte, dieselben, die später Drüner „Zentralfasern" nannte. Diese Zentralspindel, die also schon van Beneden an den Ascarismitosen beobachtete, wurde, wenigstens anfangs, von Boveri geleugnet. — Von der Teilung des Zentralkörperchens sagt van Beneden, daß sie — eine Beobachtung, die später vielfach bestätigt wurde — manchmal schon im Stadium der Tochtersterne erfolge; auf alle Fälle teile sich zuerst das Zentralkörperchen, dann die Sphäre, dann der Kern und zuletzt der Zelleib.

Während der Teilung zeige die Zelle eine deutliche bilaterale Symmetrie („une symétrie bilaterale manifeste"). „L'axe a donc deux pôles d'inégale valeur" (S. 64); van Beneden sagt aber nichts von

[1]) Die letzten Worte sind von mir gesperrt hervorgehoben.

den Nebenachsen, die er doch an einem bilateralen Elementarorganismus hätte unterscheiden müssen. Ebenso wie das befruchtete Ei zeigen auch die ersten Blastomeren nicht bloß eine monaxone Symmetrie, sondern zugleich eine bilaterale Struktur; es sei wahrscheinlich, daß dies ein allgemeiner Charakter einer jeden Zelle sei; ja, van Beneden geht noch weiter: er meint, wahrscheinlich sei die bilaterale Symmetrie der Zelle die Ursache der bilateralen Symmetrie der höheren Organismen und vor allem der bilateralen Symmetrie der Tiere[1]). Eines Tages werde man vielleicht sogar zeigen können, daß selbst die Protozoen und Pflanzen bilateral-symmetrische Organismen sind. — Es hat für mich immer einen besonderen Reiz gehabt, zu sehen, wie van Beneden zuweilen seiner Phantasie die Zügel schießen ließ. Wie ich schon erwähnt habe, wurde ich durch die Untersuchungen van Benedens angeregt, der Promorphologie der Zelle nachzuforschen, und ich habe meine Resultate zunächst in einem Vortrage „Über die Prinzipien der Histologie" auf der Anatomenversammlung in Berlin 1889 mitgeteilt. Damals gebrauchte auch ich gleichfalls den Ausdruck „bilaterale Symmetrie", um die Symmetrieverhältnisse der Zelle zum Ausdruck zu bringen. Weiter habe ich den Gedanken in meinem Vortrag über „Homologie und Eigenart" (Münchener Naturforscherversammlung, 1890) und in den allgemeinen Betrachtungen „Über den Bau und die Entwicklung der Linse" verfolgt und ausgeführt. Indessen habe ich meinen Betrachtungen damals eine disymmetrische Grundform zugrunde gelegt, was denn sofort von einem meiner Kritiker (gerade nicht in freundlicher Art) aufgegriffen wurde.

Van Beneden hat nie den Versuch gemacht, die Richtigkeit seiner Theorie oder vielleicht besser, seiner „Idee" an anderen Zellen als an den Eizellen, den ersten Blastomeren und den Samenzellen nachzuweisen. Es blieb also für mich ein sehr weites Feld der Tätigkeit offen.

Den Schluß der van Benedenschen Arbeit bilden wieder Betrachtungen über den Mechanismus der Teilung. Er vergleicht die Struktur der „moniliformen" Fibrillen der Asteren und der achromatischen Spindel mit der der quergestreiften Muskelfasern und ihren Fibrillen und schreibt ihnen dementsprechend auch Contractilität

[1]) Auf diese Frage komme ich im II. Teil noch zurück.

zu. Nach den Darlegungen van Benedens haben alle inneren Bewegungen, die die Zellteilung begleiten, ihre unmittelbare Ursache in der Contractilität der Fibrillen des Zellprotoplasmas und in deren Anordnung nach Art eines radiären Muskelsystems, das aus Gruppen von Antagonisten zusammengesetzt sei; das Zentralkörperchen spiele in diesem System die Rolle eines Insertionsorganes. Von den verschiedenen Organen der Zelle teile es sich zuerst und seine Verdoppelung führe zur Gruppierung der kontraktilen Elemente der Zelle zu zwei Systemen, von denen jedes sein Zentrum habe. Die Anwesenheit dieser zwei Systeme ziehe die Zellteilung nach sich und bestimme aktiv den Marsch der sekundären chromatischen Sterne in entgegengesetzten Richtungen. — Ein wichtiger Teil der Phänomene, die die Zellteilung zusammensetzen, habe daher seine bewirkende Ursache nicht im Kern, sondern im Protoplasmaleib der Zelle (S. 68). Es ist mir immer unverständlich gewesen, weshalb van Beneden, der doch zuerst die Idee der bilateralen Symmetrie der Zelle aussprach, sich nicht zu der Annahme entschließen konnte, daß die Fibrillen des protoplasmatischen Gerüstes disymmetrisch angeordnet seien und also von zwei entgegengesetzten Seiten sich mit gleicher Stärke an das Zentralkörperchen ansetzen; daß also in dieser disymmetrischen Verteilung und Anordnung der Fibrillen die letzte Ursache der Zweiteilung der Zelle zu suchen sei. — Er mußte daher nach einer anderen Ursache der Zweiteilung suchen; freilich mußte er, indem er diese Ursache ins Zentralkörperchen verlegte, diesem eine Fähigkeit und Kraft zuschreiben, die erst hätten bewiesen werden müssen. Ganz so hat es später bekanntlich Boveri gemacht. Als ich mir dann erlaubte, seine Ausführungen zu kritisieren, wurde ich von ihm in der derbsten Weise geschulmeistert. Die Art, in der das geschah, konnte nur in dem gänzlichen Mangel an Beweisen den Grund gehabt haben.

Anhang.

Leider muß ich noch einige Prioritätsfragen besprechen. Van Beneden war ein Mann von ausgesprochenem Rechtsgefühl, zugleich aber auch von großer Empfindlichkeit in Prioritätsfragen. Daher konnte es nicht ausbleiben, daß er sich wiederholt in Prioritätsstreitigkeiten verwickelte. Ja, ich könnte leicht zeigen, daß er die Vermeidung weiteren Streites in manchen Fällen nur dem Umstande

zu verdanken hatte, daß die oft recht derb Angegriffenen den Angriff nicht erwiderten. Man mag ja über Prioritätsfragen verschiedener Meinung sein. Auf keinen Fall wird man es einem Forscher, der mit Eifer und Fleiß gearbeitet und dabei neue Tatsachen, oft Tatsachen von großer allgemeiner Bedeutung, gefunden hat, übelnehmen dürfen, wenn er auf sein geistiges Eigentum stolz ist und dasselbe mit aller Entschiedenheit verteidigt. Wie sehr Männer, wie Goethe oder Schopenhauer, an deren Geistes- und Charaktergröße wohl niemand zu zweifeln wagen wird, auf die Wahrung ihrer Priorität bedacht waren, ist allgemein bekannt. Ich erinnere nur an die scharfen Worte, die Schopenhauer gegen den Professor der Augenheilkunde in Wien, Rosas, richtete, als dieser lange Stellen aus seiner Abhandlung „Über das Sehn und die Farben" abdruckte, ohne die Quelle zu nennen. Es ist durchaus ungerecht, die Namen der Männer, welche große Wahrheiten gefunden oder Entdeckungen gemacht haben, in Vergessenheit geraten zu lassen; noch viel ungerechter aber ist es, andere, etwa gar auf deren eigene Versicherung hin und ohne nähere Prüfung, für die Urheber jener Wahrheiten und Entdeckungen auszugeben. — Noch heute interessiert es uns, daß Harvey den Blutkreislauf entdeckte und Johannes Müller das Gesetz der spezifischen Sinnesenergien fand, und es wäre ungerecht, wenn wir die Namen dieser führenden Geister den Studierenden verschweigen und sie lediglich mit den Tatsachen, die sie fanden, bekannt machen würden. — Van Benedens Name würde auf ewige Zeiten in der Geschichte der biologischen Wissenschaften erhalten bleiben, wenn er kein anderes Verdienst hätte, als daß er zeigte, daß bei der Befruchtung väterliche und mütterliche Kernsubstanzen in gleicher Menge und Form beteiligt sind und daß in weiterer Folge angenommen werden muß, daß auch jede Zelle des Körpers in ihrem Kern gleiche Mengen väterlicher und mütterlicher Substanz enthalte. Aber so sehr ich van Beneden schätze und verehre, so kann ich ihm doch den Vorwurf nicht ersparen, daß er in der Begründung und Verfolgung seiner Prioritätsansprüche nicht immer konsequent vorgegangen ist. Diese Überzeugung hat sich mir beim Studium seiner Arbeiten mit immer größerer Entschiedenheit aufgedrängt und ich halte mich verpflichtet, sie nicht zu verschweigen. Im Streite gegen Guignard spricht er einer „vorläufigen Mitteilung" die Beweiskraft ab, da es bei der unvermeidlichen Kürze einer solchen schwer sei, sich ein Urteil über die Tragweite der vor-

gebrachten Schlußfolgerungen zu bilden. Er selbst hat aber wiederholt, und gerade auch in Fragen von großer Wichtigkeit vorläufige Mitteilungen zum Beweise seiner Priorität herangezogen. Ein anderes Mal sagt er — und gewiß mit Recht —, daß nur demjenigen Forscher die Priorität einer Entdeckung zugesprochen werden dürfe, der ihre Bedeutung richtig erkannt habe. Er selbst hat aber gegen dieses Prinzip mehrmals, am ärgsten wohl im Prioritätsstreit mit Rauber, von dem mit wenigen Worten im V. Kapitel die Rede sein wird, gefehlt. — Wieder ein anderes Mal hat es van Beneden für durchaus ausreichend gehalten, um eine Priorität geltend zu machen, wenn er seine Entdeckungen mehreren Kollegen mitgeteilt hatte, bevor er sie publizierte oder aber, wenn er sie in einer wissenschaftlichen Gesellschaft oder einem wissenschaftlichen Verein vorgetragen hatte, aber ohne etwas darüber drucken zu lassen. Bei anderen aber ließ er einen solchen Grund nicht gelten, ja er ignorierte ihn geradezu. Es bewahrheitet sich eben immer wieder das Sprichwort: „Wo viel Licht, ist auch viel Schatten"; aber das soll und darf uns nicht hindern, uns der Größe und Bedeutung dieses Mannes zu freuen.

I. Der Prioritätsstreit mit dem Botaniker Guignard. Dieser Streit betrifft die Entdeckung des Auseinanderweichens der durch Längsspaltung entstandenen Spalthälften der Chromosomen nach den entgegengesetzten Polen der Teilungsfigur. Der Streit macht einen recht unerquicklichen Eindruck. Wie mir scheint, hat es sich zum Teil um eine unglückselige Verwechslung von Längsspaltung, sekundärer Aneinanderlagerung und Querteilung von Schleifen von seiten Guignards, aber keineswegs um einen böswilligen und hinterlistigen Angriff desselben auf van Beneden gehandelt. Neben irrigen Darstellungen finden sich aber auch zweifellos sehr gute Beobachtungen bei Guignard; muß doch van Beneden in seiner Réplique selbst zugeben, daß es sich in einem Fall doch um eine sichere Längsspaltung mit darauffolgendem Auseinanderweichen der Tochterschleifen nach den entgegengesetzten Polen gehandelt habe (S. 123). Freilich meint van Beneden, daß Guignard auch in diesem Fall eine strenge Beweisführung unterlassen habe; es habe sich bei ihm nur um eine Idee, also wohl eine Vermutung, gehandelt. Wenn man mit den Äußerungen van Benedens die Ausführungen Strasburgers über „die Kontroversen der indirekten Kernteilung" aus dem Jahre 1884 (Arch. f. mikr. Anat., 23. Bd., S. 256) vergleicht,

so sieht man, daß von botanischer Seite — und das ist doch wohl in diesem Falle nicht unwichtig — nicht das geringste Bedenken gegen Guignard vorlag, ja, daß Strasburger dessen Darstellung genau so verstand, wie Guignard dieselbe in seinen späteren Erläuterungen verstanden wissen wollte. Vielleicht lag dem langen Streite doch nur ein Mißverständnis von seiten van Benedens zugrunde.

Die ganze Geschichte dieser Entdeckung ist ziemlich unbekannt geblieben, und ich will sie daher kurz mitteilen: Im Jahre 1882 hatte Roux eine kleine, ausgezeichnete Schrift „Über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren“ veröffentlicht, in der er die Beobachtung des Auseinanderrückens der Tochterschleifen nach entgegengesetzten Polen gewissermaßen voraussagte. Als das Wesentliche der Kernteilung bezeichnete er nämlich die Teilung der „Mutterkörner“ in je zwei „Tochterkörner“ und die von ihm damals nur erst angenommene Überführung dieser „Tochterkörner“ nach den beiden entgegengesetzten Polen der Teilungsfigur. Die Längsspaltung der chromatischen Schleifen war schon vorher von Flemming entdeckt worden. Am 10. September 1883 erschien dann eine kurze Notiz über den Gegenstand von Guignard in den Comptes rendus. Am 20. September 1883 hielt ich auf der Naturforscherversammlung in Freiburg i. B. einen Vortrag über Zellteilung (s. Sitzungsberichte S. 142), in welchem ich meine Beobachtungen am Salamander und Proteus mitteilte und meine Präparate demonstrierte. Unter meinen Zuhörern befand sich Roux. Ich schickte aber, wie so oft in ähnlichen Fällen, kein Manuskript meines Vortrages ein. Am 23. September 1883 übergab, wie ich aus van Benedens Réplique (S. 110) entnehme, Guignard der Akademie der Wissenschaften in Paris eine vorläufige Mitteilung über den Gegenstand. Anfangs 1884 erschien sodann in den letzten fünf Heften des V. Bandes des Botanischen Zentralblattes die Arbeit Heusers, der ebenso wie Guignard bei Fritillaria das Auseinanderweichen der Tochterschleifen nach entgegengesetzten Polen beobachtet hatte[1]). Da ich, wie gesagt, in Freiburg kein Manuskript eingeliefert hatte, räumte ich später, um Prioritätsstreitigkeiten zu vermeiden, die Priorität ohne weiteres Heuser ein. Meine Arbeit war zu jener Zeit in allen Teilen fertig;

[1]) Gleich darauf erhielt ich von Roux eine Postkarte, die ich heute noch aufbewahre, auf der er mich zur Eile drängte, da ich sonst auch noch um meine anderen Resultate kommen könnte.

aber ich konnte doch noch Heusers Arbeit eingehend berücksichtigen. Van Benedens Arbeit dagegen erschien erst zu Anfang April; er selbst gibt an, daß er das erste Exemplar am 5. April Du Boy Reymond, als dieser durch Lüttich kam, überreicht habe. Ich selbst bekam das betreffende Heft der Archives de Biologie erst im Laufe des Sommers bei einem gelegentlichen Besuche des zoologischen Institutes in Wien zu Gesicht. Meine Arbeit war damals längst dem Druck übergeben und van Benedens Arbeit ist daher in ihr nicht angeführt. Leider aber habe ich mich später verleiten lassen, in die Korrektur ein paar Worte einzuflicken, durch die der Anschein entstehen konnte, ich hätte die Arbeit schon früher gekannt. Ich schrieb nämlich, daß wie Nußbaum gezeigt habe, bei Ascaris megalocephala nur vier chromatische Schleifen auftreten, und nun schob ich nachträglich die Worte ein, daß diese Angabe „neuerdings auch von van Beneden bestätigt worden sei". Es ist daher nicht richtig, wenn van Beneden später behauptet hat, es seien von mir „quelques-uns des résultats" seiner Recherches zitiert worden; es handelte sich vielmehr einzig und allein um die paar angeführten, hier gesperrten, nachträglich eingeschobenen Worte. Ebenso ist es nicht richtig, wenn van Beneden einmal sagt, daß er der Erste gewesen sei, der an tierischen Zellen das Auseinanderweichen der Tochterschleifen nach entgegengesetzten Polen demonstriert habe; dies war vielmehr, wie gesagt, von mir im September 1883 in Freiburg geschehen, wie van Beneden aus meiner Arbeit hätte wissen können. Aus alledem geht hervor, daß die erwähnte Entdeckung von mehreren Seiten ungefähr zu gleicher Zeit und sicher ganz unabhängig gemacht wurde[1]). Von Heuser und Guignard an Fritillaria, von mir am Salamander und Proteus und von van Beneden an Ascaris megalocephala; daher hat auch Waldeyer nicht unrecht gehabt, als er im Jahre 1887 Heuser und mir die Priorität der Entdeckung zuschrieb; eine Bemerkung, die er allerdings bald darauf auf eine Rekrimination van Benedens hin wieder zurücknahm. Ich gestehe offen, daß ich gerade auf diese Entdeckung nie sehr großen Wert gelegt habe; sie lag sozusagen in der Luft und war von Roux vorhergesagt worden. Diesem gehörte also die geistige Arbeit.

[1]) Ich halte es für sehr unwahrscheinlich, daß van Beneden die Entdeckung vor Ende Oktober 1883 machte; erst zu dieser Zeit gelang ihm die Herstellung einwandfreier Präparate.

II. Die Kontinuität oder Persistenz der Centrosomen. Von dieser Frage war schon oben die Rede; ich füge hier nur noch folgendes hinzu: In meiner Abhandlung „Über organbildende Substanzen und ihre Bedeutung für die Vererbung“ (Leipzig 1906) hatte ich van Beneden als den Begründer der Lehre von der Kontinuität der Centrosomen bezeichnet. Ferner hatte ich gesagt, daß die Hypothese, nach der die Chromosomen auch während der sog. Ruhe der Zelle erhalten bleiben, nach der sie also konstante oder permanente, nicht vergängliche Gebilde der Zelle sind, im Jahre 1885 (richtiger im Dezember 1884) von mir aufgestellt wurde. Diese Hypothese aber ist durchaus identisch mit der Theorie, die Boveri vertritt und die von O. Hertwig später den Namen der Theorie der Chromosomenindividualität erhalten hat (O. Hertwig, Arch. f. mikr. Anat., 36. Bd., 1890, S. 104). Ich selbst nannte sie Hypothese der Chromosomenkontinuität. Für beide Hypothesen oder Theorien — wohl die wichtigsten, die, seitdem es eine Zellentheorie gibt, über den Bau der Zelle aufgestellt worden sind —, hat Boveri die Priorität in Anspruch genommen. Es geschah dies in seinen Zellenstudien, Heft 6, 1907, in einer Weise, die eine sachliche Diskussion ganz ausschloß. Wie schon früher dem Ehepaar Schreiner, warf er jetzt auch mir ziemlich unverblümt Fälschung des geschichtlichen Sachverhaltes vor. Ich hatte aber ganz genau in Erinnerung, daß mir van Beneden im September 1886 in Berlin, während des Bankettes der Naturforscherversammlung, also ungefähr ein Jahr vor der ersten Publikation Boveris, Mitteilung von seiner Entdeckung und von seiner darauf gegründeten Theorie gemacht hatte. Als ich dann im Jahre 1909 van Beneden bei der Jahrhundertfeier für Darwin in Cambridge traf, kam ich im Laufe des Gespräches auch auf die Prioritätsansprüche Boveris, speziell in Beziehung auf die Centrosomen, zu sprechen. Van Beneden äußerte sich über Boveri in den schärfsten und bittersten Worten; auf meine Frage, warum er seine Rechte nicht öffentlich geltend mache, antwortete er mit scharfer Betonung: „Ich hoffe alles von der Gerechtigkeit der Geschichte, die einmal darüber geschrieben werden wird.“ Ganz ähnlich verlief auch eine zweite Unterredung über denselben Gegenstand. Selbstverständlich hatte ich damals keine Ahnung, daß van Beneden schon acht Jahre vorher in einem Testamente den Wunsch ausgesprochen hatte, Flemming und ich sollten nach seinem Tode eine kritische Analyse seines

wissenschaftlichen Lebenswerkes veröffentlichen. Als ich dann nach den Herbstferien nach Leipzig zurückkam, fand ich eine neue Arbeit Boveris vor, die den Titel „Die Blastomerenkerne von Ascaris meg. und die Theorie der Chromosomenindividualität“ trug (Arch. für Zellforschung, 3. Bd., 1909). Waren in seinen früheren Abhandlungen schon ab und zu Bemerkungen enthalten, aus denen hervorzugehen schien, daß Boveri die Priorität der Hypothese der Chromosomenindividualität oder Kontinuität für sich in Anspruch nehmen wollte, so ließen seine jetzigen Ausführungen darüber keinen Zweifel mehr. Da riß denn meine Geduld. Ich schrieb eine kurze Abhandlung über beide Fragen und schickte das Manuskript an van Beneden mit der Bitte, sich darüber zu äußern, mir noch genauere Daten mitzuteilen und auch zu sagen, ob er noch weitere Mitteilungen über seine Beziehungen zur Lehre von der Kontinuität der Chromosomen wünsche. Ich hatte betont, daß van Beneden zwar der Theorie der Chromosomenindividualität oder Chromosomenkontinuität nahe gekommen sei, daß es ihm aber doch nicht gelingen wollte, zu einer klaren und sicheren Fassung seiner Ansichten zu gelangen. Als er dies später (1887) versucht habe, sei er zur Aufstellung einer Theorie gekommen, die mit Chromosomenindividualität, wie auch O. Hertwig hervorhob, nichts zu tun hatte. Immerhin sei aber, wie ich nachdrücklich betonte, seine Entdeckung der Zahlenverhältnisse der Chromosomen der Vorkerne und des Kernes des befruchteten Eies für die Theorie der Chromosomenindividualität in meinem Sinne ungemein wichtig und bedeutungsvoll geworden. Darauf erhielt ich einen sehr ausführlichen Brief, den ich hier in extenso mitteile; wenn ich dies tue, so geschieht es nach reiflicher Überlegung. Ich mußte mir trotz mancher gegenteiligen Überlegung immer wieder sagen, daß ich verpflichtet sei, diesen Brief abdrucken zu lassen; er ist eine Art mir in Verwahrung gegebenen testamentarischen Vermächtnisses, und es ist gar kein Zweifel, daß van Beneden, als er ihn schrieb, auch den Wunsch hatte, daß sein Inhalt bekannt werde.

Der Brief lautet: „Liège, le 13 O^{bre} 1909. — Très honoré Collègue, — Je vous remercie cordialement de ce que vous ayez bien voulu me soumettre votre manuscrit avant de le publier. Je vous prie de m'excuser de ce que j'ai tardé à répondre à votre lettre et à vous communiquer mon avis. J'étais à la campagne où je n'avais à ma disposition ni ma bibliothèque, ni mes notes. — J'ai publié pour la première fois ma découverte de la division et de la

continuité des corpuscules centraux dans mon mémoire avec Neyt, déposé à l'Académie de Belgique le 6 août 1887. Le compte rendu de la séance a été publié le 20 août dans le Moniteur Belge. Je vous communique le N° en question. Les exemplaires du mémoire imprimé accompagné de 6 planches ont été distribués le 13 octobre 1887. — Le travail de Boveri a paru dans le cours de 1888. Ce n'est donc pas sur cette publication qu'il peut se baser pour appuyer des prétentions à la priorité. Mais il existe de lui une communication préliminaire, qu'il a fait à la Gesellschaft für Morphologie und Physiologie à Munich. Il a inscrit da sa main sur l'exemplaire, qu'il m'a adressé, la date du 3 mai 1887 comme étant celle à laquelle a été fait sa communication. Cet exemplaire m'est parvenu le 14 août 1887. Je lui ai asserté (? nicht leserlich) réception le 19 août; ma lettre commence par les mots: ‚J'ai reçu hier matin 14 août les deux brochures que vous avez bien voulu m'envoyer . . .' J'ai donc reçu la brochure plusieurs jours après le dépôt de mon manuscrit et de mes 6 planches, dont 4 composées de photographies documentaires, sur le bureau de l'Académie de Belgique. — Si donc la conception de la continuité du corpuscule central et l'idée qu'il constitue un organe permanent de la cellule se trouvait formulée dans cette notice Boveri pouvait legitimement soutenir que la découverte a été faite indépendamment l'un de l'autre par lui et par moi. Mais en realité qu'y a-t-il dans cette brochure? Cette seule et unique phrase: ‚Ich habe dreimal beobachtet, daß die Polkörperchen der nächsten Spindel aus diesem einen durch Teilung hervorgehen.' *Rien n'indique que Boveri a vue la portée de ce fait, rien qui autorise à penser qu'il a vu dans le corpuscule polaire ni un organe cytocentral, ni un organe permanent de la cellule.* — Au surplus, comme je le rapelle dans le Post-Scriptum de mon travail de août 1887, j'avais fait en Février 1887, une conférence à la Société de microscopie de Bruxelles, devant une Cinquantaine de personnes parmi lesquelles L. Errera et P. Francotte, dans laquelle j'ai exposé ma découverte et en ai fait la démonstration par dessins, projections photographiques et préparations microscopiques. J'ai demontré la multiplication par division des corpuscules et des sphères. — J'ai vu pour la première fois une image démonstrative de division en 1885 (dans les premiers mois de 1885); j'ai vu dans les deux ans qui ont suivi d'innombrables images et pendant les 2 ans, mon ami Neyt s'est efforcé de la produire par la photographie. Il a fait plusieurs cen-

taines de clichés. — J'ai communiqué ma découverte par lettre à Flemming en 1885; en août 1885 je l'ai exposée verbalement à Weismann, qui était venu me voir en Belgique; et au 7bre 1886, à vous même à Berlin. Ces affirmations n'ont été contestés ni par Errera, ni par Francotte, ni par Flemming, ni par Weismann, ni par vous même. — Elles valent bien je pense le dépôt d'un pli cacheté à une Académie quelconque en 1885 ou en 1886, en vue de m'assurer de la priorité.

En ce qui concerne la question de la continuité des Chromosomes, je pense, que votre conception s'identifie avec celle de l'individualité des Chromosomes de Boveri. Mots différents pour une seule et même idee et s'il était nécessaire pour vous d'établir cette priorité plus complètement encore que vous l'avez fait dans votre manuscrit, vous n'auriez qu'à republier la notice de Boveri du 3 mai 1887 que je vous communique ne la voyant pas cité dans la redaction que vous me soumettez. — Mais je me permets d'attirer votre attention sur ce fait, que lorsque j'ai rédigé mon mémoire de 1884, j'avais l'idée très nette, quoique à titre d'hypothèse, que chaque chromosome devient une portion déterminée du noyau qui va se former à ses dépens et que, lorsque le noyau se divise de nouveau cette portion du noyau engendrera à son tour une chromosome qui, sans être une régénération de l'ancien chromosome, sera cependant la continuation du premier. Vous trouverez cette idée exprimée à titre tout hypothétique et sous forme dubitative aux pages 329 (dernier paragraphe), 330 et 331. — Voyez aussi page 313 cette phrase: ‚Ces éléments (je parle des chromosomes) des pronucléus restent certainement distincts jusqu'au moment de la formation des noyaux des deux premières blastomères et il y a des raisons de croire que même dans les noyaux ils ne se confondent pas. S'ils restent distincts dans les deux premières sphères de segmentation il est probable qu'il en est de même dans toutes les cellules qui en derivent.' Je n'ai pas pensé que l'ordonnance que les chromosomes affectent au stade dyaster se maintient au stade de repos. Je n'ai pas en la moindre notion d'un champ polaire; cette notion vous appartient entièrement; mais ayant vu le pronucléus femelle et même le pronucléus mâle s'édifier aux dépens de 2 masses chromatiques que j'ai pu distinguer à peu près jusqu'au stade de repos (voir le chapitre sur la formation du pronucléus femelle) et voyant 2 chromosomes se former ensuite aux dépens du pronucléus réticulé j'ai eu la vision très nette, que l'un

n'était que la continuation de l'autre[1]). — Je pense donc, que vous m'accordez trop peu, quand vous écrivez dans votre manuscrit: „Die Ansicht, daß die Zahl der Chromosomen constant bleibt, wurde schon von van Beneden ausgesprochen . . .[2]).' J'ai fait plus que de constater la constance du nombre; j'ai pensé que la cause de cette constance pouvait être la continuité, dans le sens rappelé plus haut. — Je vous demanderai du vouloir bien relire les pages citées plus haut de mon mémoire de 1884 et je pense que vous reconnaîtrez que j'ai vu loin que la constation de la constance du nombre des chromosomes.

Je vous communique 1⁰ le N⁰ du 20 oût 1887 du Moniteur officiel Belge, 2⁰ la notice de Boveri du 3 mai 1887. Aurez-vous l'obligeance de me renvoyer les documents quand vous n'en aurez plus besoin?

Le mot Centrosome employé par Boveri en 1888 ne se trouve pas dans sa notice de 1887. Il n'a fait que traduire en grec la dénomination de *corpuscule central* employée par moi." — Der Schluß des Briefes betrifft nur persönliche Mitteilungen privater Natur. Ich will die Stelle in Boveris Mitteilung vom 3. Mai, die auch van Beneden zitiert, hier in etwas größerem Umfange wiedergeben. Sie lautet: „Jetzt weichen die beiden Spindelhälften, jede mit ihren vier Schleifenhälften auseinander, wodurch, wie van Beneden nachgewiesen hat, jede der beiden Furchungskugeln die Hälfte der zwei männlichen und der zwei weiblichen Kernelemente erhält. In den neuen Kern wird nichts von Spindelfasern aufgenommen, diese lösen sich von den Kernelementen ab und gehen in gewöhnliches Protoplasma über. Das Polkörperchen aber persistiert, und ich habe dreimal beobachtet, daß die Polkörperchen der nächsten Spindel aus diesen einen durch Teilung hervorgehen. Im übrigen verläuft die zweite

[1]) Diese Stelle ist es offenbar, auf die sich die Bemerkung van Benedens in einem Brief an R. Fick vom 8. November 1906 bezieht: „Vous y trouverez très clairement exprimé l'idée de la continuité des Chromosomes qui se dégage de tous les faits observés par moi. J'estime que c'est absolument à tort, qui Boveri revendique la paternité."

[2]) Eben deshalb, weil ich van Benedens Empfindlichkeit in solchen Dingen kannte, aber damals weder Zeit noch Lust hatte, seine Arbeiten daraufhin wieder durchzulesen, schickte ich ihm mein Manuskript, um ihm Gelegenheit zu geben, mir seine Wünsche in betreff einer eingehenden Berücksichtigung seiner Ansichten mitzuteilen. Seine Ansichten von 1887, die sehr viel präziser formuliert sind, aber mit meiner nicht übereinstimmen, hat van Beneden hier in diesem Brief merkwürdigerweise gar nicht erwähnt.

Karyokinese wie die erste" (S. 79 u. 80). Ich setze daneben die „Conclusions" des schon oben zitierten Résumés aus dem Moniteur belge: „*Les sphères attractives et les corpuscules polaires qu'elles renferment constituent des organes permanents de la cellule coexistant avec le noyau, d'un même côté de ce dernier.* Elles déterminent la division cellulaire et procèdent elles-mêmes par division de sphères antérieures tout comme le noyau lui-même provient d'un noyau antérieur." — Die angeführten Daten dürften wohl genügen, um sich darüber ein Urteil zu bilden, ob der Vorwurf, den Boveri gegen mich und das Ehepaar Schreiner richtete, wir hätten die Geschichte gefälscht, berechtigt war. Meiner Ansicht nach kann darüber nicht der leiseste Zweifel bestehen, daß van Beneden die Priorität der Entdeckung und zugleich die Priorität der Erkenntnis der Bedeutung dieser Entdeckung gebührt. Für Boveri kann nur der Umstand geltend gemacht werden, daß seine Publikation um ein paar Tage früher erschien als die van Benedens; das ändert aber nichts an der Tatsache, daß in Boveris Mitteilung kein Wort enthalten ist, aus dem geschlossen werden könnte, daß er sich der fundamentalen allgemeinen Bedeutung der beobachteten Tatsache bewußt war, während andererseits van Beneden sofort mit voller Schärfe und Bestimmtheit und mit klarem Bewußtsein ihrer großen allgemeinen Bedeutung die Konsequenzen zog, die sich aus seinen Beobachtungen ergaben. Daher hatte Flemming durchaus recht, wenn er noch im Jahre 1891 van Beneden und nur diesem allein die Priorität der Theorie in dieser Frage zuschrieb. In seinem Aufsatz über „Attractionssphaeren und Centralkörper" (Anat. Anz., Bd. VI, Jahrg. 1891, Nr. 3) sagt er, nachdem er seine Beobachtungen mitgeteilt hat: „Das hier Beschriebene liefert selbstverständlich einen weiteren Beitrag zur Bestätigung der Anschauung van Benedens, daß die Sphären und Zentralkörper allgemeine und permanente Organe der Zelle sind" (S. 81). Hat nun vielleicht auch Flemming die Geschichte gefälscht?

III. Die Kontinuität oder Persistenz der Chromosomen (Hypothese der Chromosomenindividualität). Davon, wie sich van Beneden zu dieser Hypothese verhalten hat, war bereits früher die Rede. Es geht auch zum Teil aus der zweiten Hälfte des oben mitgeteilten Briefes, wenn auch in etwas subjektiver Färbung hervor. Ich glaube, damit, daß ich diesen Brief zum Abdruck brachte und die im Briefe zitierten Stellen seines Hauptwerkes aus dem Jahre

1884 auf den vorhergehenden Seiten sehr eingehend berücksichtigte, die Pflicht gegen van Beneden, vor allem die Pflicht der Pietät, erfüllt zu haben. Daß van Benedens Hypothese eine ganz andere war als meine, haben schon O. Hertwig und Boveri, letzterer allerdings, indem er zugleich die Theorie für sich selbst in Anspruch nahm, hervorgehoben. Ich glaube daher nicht weiter mehr auf sie eingehen zu sollen. — Meistens werden als diejenigen, die die Hypothese oder Theorie der Chromosomenkontinuität oder -individualität, wie O. Hertwig sie nannte, aufgestellt haben, van Beneden, Boveri und ich genannt. Daß van Benedens Theorie eine ganz andere war und er daher nicht als einer der Begründer der heute so weit verbreiteten Theorie angesehen werden kann, geht aus dem bereits Mitgeteilten hervor. So bleiben also nur Boveri und ich übrig. Es ist wohl der großen Rührigkeit Boveris zuzuschreiben, daß sehr häufig mein Name überhaupt verschwiegen und die Theorie ausschließlich Boveri zugeschrieben wird. Das Gedächtnis der Kollegen ist eben ungemein kurz; es reicht gewöhnlich nicht über ein Dezennium hinaus. Dazu kommt noch, daß die wenigsten die Arbeiten, die sie zitieren, auch wirklich aufmerksam lesen; ja, die meisten begnügen sich mit Referaten oder mit der Darstellung in Abhandlungen, deren Autoren selbst nicht genügend mit den Originalarbeiten bekannt waren[1]).

Die Theorie oder Hypothese nun, daß die Chromosomen als individuell voneinander verschiedene Gebilde sowohl in ihrer Zahl als auch in ihrer Anordnung[2]) während der Ruhe erhalten bleiben,

[1]) Das Ärgste in dieser Hinsicht leistet wohl Fürbringer in seiner Bearbeitung von Gegenbaurs „Lehrbuch der Anatomie" (1909). Unter denen, welchen die genauere Kenntnis der Zellteilungsvorgänge zu verdanken ist, wird mein Name gar nicht genannt, die hier in Rede stehende Theorie wird ausschließlich Boveri zugeschrieben usw. Schon einmal war ich gezwungen, gegen die Art der „Literaturberücksichtigung" Fürbringers Stellung zu nehmen, als er Held und mir Ansichten unterschob, die den von uns vertretenen direkt widersprechen. Ich könnte zahlreiche ähnliche Beispiele anführen. Was soll man aber von einer solchen Berichterstattung denken und was haben die endlosen Namensverzeichnisse und Literaturnachweise für Wert, wenn sie der Wahrheit nicht entsprechen?

[2]) Daß meine Hypothese Störungen in der Anordnung oder Lage einzelner Chromosomen nicht ausschließt, ist klar. Ich habe selbst wiederholt auf solche „verlagerte Schleifen" hingewiesen. Dadurch wird aber an der Gesamtanordnung oder dem Gesamtbild nichts geändert. In welcher Phase des Zellenlebens solche Verlagerungen auftreten, ist für die Hypothese gleichgültig.

wurde zuerst von mir, nicht von Boveri ausgesprochen und begründet. Ich kann mich, um dies zu beweisen, auf einige Bemerkungen beschränken, will aber zuerst hervorheben, daß Boveri in seinen ersten Arbeiten über Zellteilung selbst meine Priorität anerkannte und sogar ausdrücklich hervorhob, daß die Theorie von mir begründet sei. Die ersten Arbeiten Boveris, in denen von Zellteilung die Rede ist, ja seine ersten Arbeiten überhaupt, erschienen im Jahre 1887. Meine Arbeit über Zellteilung dagegen, in der ich jene Hypothese aufstellte und begründete, trägt die Jahreszahl 1885. Sie ist im zweiten Heft des X. Bandes des morphologischen Jahrbuches erschienen, das, wie mir die Verlagsbuchhandlung W. Engelmann mitteilt, am 2. Dezember 1884 ausgegeben wurde. Die erste Arbeit Boveris, der Vortrag, den er am 3. Mai 1887 in München hielt, erschien etwa Mitte August 1887. Die Zeitdifferenz ist also in diesem Fall groß genug, um jeden Irrtum auszuschließen. Wie gesagt, hat Boveri anfangs meine Priorität durchaus anerkannt. In dem erwähnten Vortrag wirft er (S. 75) die Frage auf, wie sich bei der Kernverschmelzung (also bei der Befruchtung) die einzelnen Kernbestandteile verhalten; er sagt mit Recht: „Dies für gewöhnlich zu entscheiden, ist unmöglich; sind die beiden Kerne einmal verschmolzen, so lassen sich männliche und weibliche Bestandteile nicht mehr auseinanderhalten. Ja, wir sind nicht einmal imstande, die Frage präzise zu stellen, solange wir uns nicht bestimmte Vorstellungen über das Wesen der Kerngerüstes gebildet haben.“ Und nun achte man auf folgende Sätze, wozu ich bemerke, daß das gesperrt Gedruckte auch im Original gesperrt gedruckt ist: „Ich bin nun mit Rabl der Ansicht, daß die Vorgänge bei der karyokinetischen Teilung geeignet sind, uns hierüber Aufschluß zu geben. Zunächst möchte ich auf die bereits in großer Zahl vorliegenden Angaben über die Konstanz in der Anzahl der chromatischen Segmente bei den Teilungen der gleichen Zellenart hinweisen. Es kann auf Grund derselben für verschiedene Fälle als sichergestellt gelten, daß aus dem Gerüst des ruhenden Kerns, der sich zur Teilung anschickt, genau ebenso viele Segmente ihre Entstehung nehmen, als bei der vorhergegangenen Kernrekonstruktion in dasselbe eingegangen sind. Dieses Faktum aber läßt nur zwei Erklärungsweisen zu: entweder besitzt die betreffende Zellenart die Fähigkeit, ihr chromatisches Material bei jeder Teilung in eine bestimmte Zahl von Segmenten zu zerlegen, oder die chromatischen Elemente bewahren auch in dem

sogenannten ruhenden Kern trotz aller scheinbaren Verschmelzung ihre Selbständigkeit. Daß das letztere in der Tat der Fall ist, halte ich für vollständig sicher. Es geht meiner Meinung nach ganz klar aus der von Rabl gefundenen Tatsache hervor, daß in den Kernen der Salamanderepidermis, wenn sie sich zur Teilung vorbereiten, die gleiche Anzahl von Fäden in annähernd der gleichen Lagerung wieder erscheint, die im Beginn der Kernrekonstruktion so charakteristisch hervortritt." Nun nennt er die chromatischen Elemente „Individuen" oder „elementarste Organismen, die in der Zelle ihre selbständige Existenz führen" und beschreibt den Übergang derselben in das Kerngerüst genau so, wie es von mir für die Salamanderkerne geschehen war.

Damit vergleiche man, was Boveri in einer seiner letzten Arbeiten über die Bedeutung und Anordnung der Chromosomen schreibt. Er meint, man könnte meine Hypothese als Strukturtheorie bezeichnen, und sie unterscheide sich von seiner Individualitätstheorie dadurch, daß diese die Anordnung der Chromosomen im ruhenden Kern für gleichgültig erkläre, „dafür aber eine Identität jedes neuen Chromosoma mit einem alten in irgend einem Sinne behauptet".

Aus den weiter unten zitierten Stellen meiner Arbeit wird man ersehen, daß auch für meine Hypothese diese Identität eine conditio sine qua non ist. Ohne sie verliert sie ganz und gar ihren Inhalt und Sinn. — Wenn nun aber Boveri einwenden wollte, daß seine Worte in einem kurzen Vortrage enthalten seien und daß dieser nur die Bedeutung einer vorläufigen Mitteilung gehabt habe, daß ihnen also keine allzu große Wichtigkeit beizulegen sei, so beachte man folgende Stelle in der ausführlichen Arbeit über „die Befruchtung und Teilung des Eies von Ascaris meg." im zweiten Heft seiner Zellstudien aus dem Jahre 1888. Nachdem er die Hypothese der Chromosomenindividualität auseinandergesetzt hat, sagt er (S. 149—150): „Diese Hypothese von der Individualität der Kernelemente, die zuerst von Rabl begründet[1]), von mir präzise formuliert und durch neue Tatsachen gestützt worden ist, soll an dieser Stelle nicht erschöpfend behandelt werden." Dazu bemerke ich, daß die präzise Formulierung, soweit ich es beurteilen kann, einzig und allein darin bestand, daß Boveri für die Chromosomen den Ausdruck Individuen gebrauchte.

---

[1]) Im Original nicht gesperrt gedruckt.

Aus dem Gesagten geht mit absoluter Sicherheit hervor, daß anfangs Boveri, sowie er ja auch nicht anders konnte, mich als den Urheber und Begründer der Theorie gelten ließ, daß er, wie es nach dem tatsächlichen Verhalten gar nicht anders möglich war, ohne Einschränkung zugab, daß die Hypothese von mir aufgestellt und begründet war; er glaubte für sich nur das Verdienst in Anspruch nehmen zu dürfen, sie „präzise formuliert“ und durch neue Tatsachen gestützt zu haben. Ob ein neues Wort für einen alten Begriff die Bedeutung einer „präzisen Formulierung“ besitze, will ich nicht untersuchen; ich will nur an die Worte van Benedens erinnern: „Mots différents pour une seule et même idée.“ Daß dagegen Boveri meine Hypothese durch zahlreiche wichtige neue Beobachtungen sehr wesentlich gestützt und gefördert hat, so gestützt und gefördert wie außer Wilson kaum ein zweiter, habe ich stets freudig und dankbar anerkannt.

Allmählich aber verschob und verwischte sich das Bild für Boveri. Die Bedeutung meiner Arbeit und der daraus gezogenen Schlüsse rückte immer weiter und weiter in die Ferne und schließlich hatte ich in den Augen Boveris nur mehr die Bedeutung eines willkommenen Handlangers und Vorarbeiters. Recht deutlich trat dies in Boveris Referat: „Die Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns“ (Juni 1904) hervor. Die dort enthaltene Darstellung war der Grund, weshalb ich in der aus meinem Antrittsvortrag hervorgegangenen Abhandlung „Über organbildende Substanzen“ (1906) eine Art Fühler ausstreckte, auf welchen denn auch Boveri prompt reagierte, indem er schon im Jahre 1907 und dann abermals im Jahre 1909 den Sachverhalt so darstellte, als ob er der alleinige Urheber und Begründer der Theorie wäre. — So schreibt er, um nur eine besonders markante Stelle zu zitieren, im III. Band des „Archivs für Zellforschung“ (1. und 2. Heft, ausgegeben am 10. August 1909, S. 182): „Nachdem C. Rabl für Salamanderkerne gezeigt hatte, daß die Stellung der Schleifen in dem zur Teilung sich vorbereitenden Kern ungefähr die gleiche ist wie diejenige der Tochterschleifen, die den Kern gebildet hatten, habe ich mir die Frage vorgelegt, ob sich an den für solche Untersuchungen viel günstigeren Blastomerenkernen von *Ascaris megal.*[1]) nicht Anhaltspunkte finden ließen, daß jedes neue Chromosoma mit einem bestimmten der in den Kern

[1]) Von mir gesperrt.

eingegangenen identisch ist." Er teilt dann den Gang seiner Untersuchungen mit und den Weg, auf dem er zur Aufstellung der bereits von mir aufgestellten und begründeten Theorie der Chromosomenindividualität gelangt sein will.

Nun vergleiche man damit, was ich schon im Jahre 1884, fast drei Jahre vor der ersten Publikation Boveris, geschrieben habe, und frage sich, ob ich mir damals nicht genau dieselbe Frage in Beziehung auf die Zellkerne das Salamanders vorgelegt habe, wie Boveri soviel später in Beziehung auf die Zellkerne von Ascaris. Im „Rückblick und Schluß" meiner oben zitierten Abhandlung „Über Zellteilung" (S. 322—324) heißt es: „Es ist daher wohl der Versuch gerechtfertigt, alle die verschiedenen Kernformen auf ein gemeinsames Schema zurückzuführen. Ich unternehme diesen Versuch im Vertrauen auf die Erfahrung, daß schon oft, wenn alle anderen Erklärungsversuche gescheitert waren, die Entwicklungsgeschichte das erlösende Wort sprach und ganze Gruppen von Erscheinungen klarlegte, die vorher jeglicher Erkenntnis hartnäckig widerstanden hatten. Die Teilung des Kerns ist ja, im Grunde genommen, nichts anderes als ein Stück Entwicklungsgeschichte, und ich will ihr daher bei meinen Erörterungen die Führerschaft überlassen.

Es ist gewiß kein Spiel des Zufalls, daß junge Tochterknäuel den Anfangsknäueln des Mutterkerns in ihrem Bau so außerordentlich ähnlich sehen. Sowie sich ein Kern zur Teilung anschickt oder aus einer Teilung hervorgeht, läßt er ganz deutlich eine Polseite und eine Gegenpolseite erkennen und an der Polseite selbst wieder eine enger begrenzte Stelle, das Polfeld. Die einzelnen Regionen werden durch den Verlauf der Fäden charakterisiert. Diese laufen von der Gegenpolseite aus, ziehen nach der Polseite und ins Polfeld, biegen hier schlingenförmig um und kehren wieder zur Gegenpolseite zurück. Nur insofern weichen die Tochterknäuel von jungen Mutterknäueln ab, als in ihnen die Fäden dicker sind und weniger gewunden verlaufen. Diese typische Übereinstimmung in den Anfangs- und Endstadien der Teilung findet sich nicht allein, wie ich gezeigt habe, bei den Tierzellen, sondern kommt, wie man aus den Untersuchungen Strasburgers und Heusers schließen darf, in derselben Weise auch bei den Pflanzenzellen vor. Es ist nun nicht denkbar, daß in der ruhenden Zelle keine Spur von dieser Anordnung mehr vorhanden sein sollte. Niemand wird

annehmen wollen, daß die Fäden im Mutterknäuel anschließen, wie die Krystalle in einer Mutterlauge, oder daß beim Übergang des Tochterknäuels zur Ruhe die Fäden sich vollständig auflösen und in Stücke zerfallen[1]). Kann man doch direkt beobachten, wie die Fadenbildung ganz allmählich anhebt, wie die Fäden anfangs rauhe, zackige Ränder besitzen, gleichsam als ständen sie hier noch durch zarte Ausläufer mit einem feinsten Fasernetz in Verbindung, und wie in den Endstadien der Teilung beim Übergang zur Ruhe die Fäden wieder knotig werden und feine Fortsätze ausschicken.

Es liegt daher wohl die Annahme nahe, daß auch im Ruhezustand, nach Ausbildung des Kerngerüstes oder Kernnetzes, ein Rest dieser Fäden erhalten bleibt mit wesentlich derselben Verlaufsweise wie im Knäuel. Von



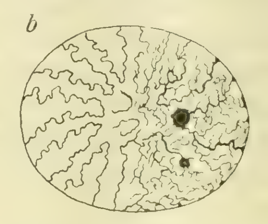


Fig. 3.

Schema des ruhenden Kerns. *a* von der Seite, *b* vom Polfeld. In der linken Kernhälfte sind nur die primären Kernfäden gezeichnet, in der rechten das Kernetz.

diesen Fäden, die ich als „primäre Kernfäden" bezeichnen will, gehen, wie ich annehme, feine sekundäre Fäden als seitliche Fortsätze aus, von diesen vielleicht noch tertiäre usw. Die einzelnen Fäden können untereinander in Verbindung treten und in den Knotenpunkten des dadurch entstandenen Netzes können sich gröbere chromatische Massen zu nucleolenartigen Gebilden sammeln. Erreichen dann solche chromatische Massen eine größere Selbständigkeit gegenüber dem Kernnetz, so können sie zu wahren Nucleolen werden. Ich habe in Fig. 3a und b[2]) den

[1]) Nur hier gesperrt gedruckt; das gleiche gilt von den späteren Sätzen.

[2]) In meiner Abhandlung sind die Figuren mit 12a und 12b bezeichnet und finden sich auf Tafel XII. Ich habe die beiden Figuren von dem ausgezeichneten, leider seither verstorbenen Zeichner Kirchner kopieren lassen.

Bau des ruhenden Kerns schematisch darzustellen gesucht. Fig. 3a stellt den Kern in seitlicher Ansicht, Fig. 3b in der Ansicht vom Polfeld dar; linkerseits habe ich nur die primären Kernfäden gezeichnet, rechterseits das Kernnetz mit einigen gröberen chromatischen Massen.

Wenn man diese Hypothese zulässig findet, so wird man die Erscheinungen der Kernteilung, wie ich glaube, um vieles besser verstehen. Man braucht dann nur anzunehmen, daß beim Beginn einer Teilung die chromatische Substanz auf vorgebildeten Bahnen in die primären Kernfäden ströme; dadurch wird in der einfachsten Weise der Mutterknäuel aufgebaut. Der Winkel, welchen die primären Kernfäden am Polfeld bilden, bleibt, wie wir gesehen haben, während der ganzen Teilung erhalten und geht direkt in den Winkel über, welchen die Fäden des Tochterknäuels am Polfelde zeigen. Beim Übergang des Tochterknäuels zur Ruhe treiben die Knäuelfäden seitliche Sprossen, welche ihrerseits selbst wieder Fortsätze aussenden können, und längs dieser Sprossen und Fortsätze verteilt sich wieder die chromatische Substanz mehr gleichmäßig durch den ganzen Kern[1]). Die Teilung der chromatischen Substanz des Kerns ist also in letzter Instanz auf eine Längsspaltung der Knäuelfäden zurückzuführen, und ich kann mir — vorausgesetzt, daß meine Hypothese des Zellkerns richtig ist — keinen einfacheren Modus der Kernteilung denken als den, welchen wir tatsächlich beobachten.

Es ist für meine Auffassung ganz gleichgültig, ob die Kernfäden nur aus einer einzigen Substanz oder aber, wie Strasburger meint, aus zwei Substanzen, den Hyaloplasmasträngen und den eingelagerten chromatischen Mikrosomen, bestehen; in Anbetracht der früher mitgeteilten Beobachtungen über den Bau der Tochterknäuel im Hodenepithel gewinnt die Ansicht Strasburgers einen hohen

[1]) Es ist mir ganz unverständlich, wie Boveri angesichts dieser doch zweifellos sehr klaren und unzweideutigen Darstellung behaupten kann, es habe mir die Idee einer Identität der neuen Chromosomen mit den alten ferngelegen oder wenigstens nicht „deutlich vorgeschwebt". Hätte ich mit dem Gesagten nicht die genetische Kontinuität der Chromosomen, oder was auf das gleiche hinauskommt, die Identität der neuen mit den alten Chromosomen zum Ausdruck bringen wollen, so hätte meine ganze Hypothese gar keinen Sinn gehabt.

Grad von Wahrscheinlichkeit. Auch andere, von Flemming mitgeteilte Befunde lassen sich für Strasburgers Ansicht verwerten.“

Und nun vergleiche man mit dem Gesagten und dem von mir entworfenen Schema des ruhenden Kerns[1]) folgende Sätze aus Boveris oben zitierter Abhandlung aus dem Jahre 1909: „Die Individualitätstheorie ist eine Theorie des ruhenden Kerns und weiter nichts“ (l. c. S. 234). Ich selbst habe meine Theorie oder Hypothese als eine „Hypothese des Zellkerns“ bezeichnet und durch ein Schema des ruhenden Kerns erläutert. — Ferner heißt es: „Die Individualitätstheorie ist nichts anderes, als ein Versuch, in dem ruhenden Kern etwas, was man darin nicht sieht, als doch darin vorhanden zu erweisen“ (S. 239). — Ganz dasselbe sagt auch meine Hypothese. Endlich bezeichnet Boveri gleich am Beginn der Einleitung seiner Arbeit die Individualitätstheorie als „die Anschauung, daß im ruhenden Kern der höheren Tiere und Pflanzen eine Anzahl von Territorien bestehen, deren jedes aus einem bestimmten Chromosoma der vorhergehenden Mitose entstanden ist und bei der nächsten Mitose wieder zu einem bestimmten Chromosoma sich zusammenzieht“ S. 181). Sagt meine Hypothese nicht genau das gleiche, und wird dies nicht durch mein Schema des ruhenden Kerns in einfachster Weise erläutert? Werden nicht die Territorien des Kerns durch die primären und die von ihnen ausgehenden sekundären und tertiären Kernfäden, die aus den Chromosomen des Tochterknäuels entstanden sind, repräsentiert, und gehen nicht aus jedem „Territorium“ dadurch, daß „die chromatische Substanz auf vorgebildeten Bahnen in die primären Kernfäden strömt“, beim Beginn einer neuen Mitose die Chromosomen des Mutterknäuels hervor? Welcher Unterschied besteht zwischen Boveris Anschauung und Darstellung und meiner? Es sind eben auch hier wieder nur „mots différents pour une seule et même idée“. Es ist wohl überflüssig, dem Gesagten noch etwas hinzuzufügen[2]). Schärfer und präziser könnte ich auch

[1]) Man vgl. mit dem Gesagten auch die Textfig. 2, die meine Theorie oder Hypothese gleichfalls wiedergibt; nur habe ich wegen des Vergleichs mit der Theorie van Benedens hier nur vier Schleifen und diese nur in Polansicht gezeichnet.

[2]) In einer seiner letzten Arbeiten — ich kann leider die Stelle nicht wiederfinden — bemerkt Boveri, ich wäre überhaupt nicht berechtigt oder in der Lage gewesen, die Theorie der Kontinuität oder Individualität der Chromosomen aufzustellen, da ich der Ansicht gewesen sei, die Zahl der Chromosomen sei nicht konstant. Dies beruht auf einem Irrtum.

heute meine Hypothese nicht formulieren, als ich es vor 30 Jahren getan habe. Wenn nun aber Boveri die Chromosomen als „Individuen" bezeichnet, so gibt ihm das ebensowenig ein Recht, die Priorität der Hypothese der Chromosomenkontinuität, oder, was dasselbe ist, der Chromosomenindividualität, für sich in Anspruch zu nehmen, wie etwa E. Brücke dadurch, daß er die Zellen „Elementarorganismen" oder R. Virchow dadurch, daß er sie „Lebenseinheiten" oder „Lebensherde" nannte, zu Urhebern der Zellenlehre geworden sind. Nach diesen Mitteilungen erkläre ich mit aller Entschiedenheit, daß ich die Theorie oder Hypothese der Chromosomenkontinuität, die mit der von O. Hertwig so genannten Theorie der Chromosomenindividualität identisch ist, als mein ausschließliches geistiges Eigentum in Anspruch nehme, und daß ich mich weder mit Boveri, noch mit irgendeinem anderen in die Priorität derselben teile. Wer nach dem Gesagten und den von mir vorgebrachten Beweisen auch in Zukunft noch Boveri als den Urheber oder Begründer dieser Theorie bezeichnet oder auch ihm und mir gemeinsam die Urheberschaft zuschreibt, versündigt sich an der wissenschaftlichen Wahrheit[1]).

IV. Es dürfte nicht überflüssig sein, eine Zusammenstellung der wichtigsten Theorien und Hypothesen, die seit Beginn der neuen

---

Gerade meine Zählungen, die zahlreicher waren als diejenigen Flemmings, haben damals wesentlich dazu beigetragen, die Ansicht zu stützen, daß innerhalb eines und desselben Gewebes die Zahl der Chromosomen stets dieselbe sei. Ich habe dies speziell für das Epithel und Bindegewebe, wo ich beim Salamander stets 24 Chromosomen fand, gezeigt, was ich nachdrücklich betonte. Daß die Hodenepithelien hierin eine Ausnahme machten (bei Proteus glaubte ich ungefähr 16 zählen zu können), schien mir für die Theorie keine Schwierigkeiten zu machen, da diese Epithelien als etwas Besonderes galten; das hatte schon im Jahre 1882 Flemming in seinem Hauptwerke hervorgehoben. Der Ansicht, daß sich während der Phylogenese die Zahl ändern konnte, bin ich auch heute noch; müßten doch sonst alle Tiere von den Spongien bis zu den Vertebraten die gleiche Chromosomenzahl haben!

Merkwürdig ist, daß Boveri erst nach so langer Zeit, ungefähr nach einem Vierteljahrhundert, herausgefunden hat, ich wäre eigentlich nicht in der Lage gewesen, die Theorie der Chromosomenkontinuität aufzustellen. Das ändert nun freilich nichts an der Tatsache, daß ich diese Theorie, wie Boveri früher selbst zugegeben hat, de facto aufgestellt und begründet habe.

[1]) Auf die von R. Fick gegen die Theorie erhobenen Einwände und seine „Manövrierhypothese" (1897) einzugehen, ist hier nicht der Ort.

Aera der Zellforschung über die Zelle aufgestellt worden sind, zu geben; ich setze die Namen der Urheber der betreffenden Theorien daneben: I. Kontinuität der Centrosomen als wesentlicher Organe einer jeden tierischen Zelle. — E. van Beneden. 1887[1]). — II. Kontinuität der Chromosomen (= Individualität der Chromosomen nach der Ausdrucksweise O. Hertwigs 1891) als wesentlicher Bestandteile eines jeden tierischen und pflanzlichen Zellkernes. — C. Rabl 1884. — III. Kontinuität des Achromatins. — C. Rabl 1889, Anat. Anz. Bd. 4, S. 24, und V. Haecker 1904. — IV. Hermaphrodisie jedes aus einem befruchteten Ei stammenden Zellkerns (jeder Kern enthält zwei einander gleichwertige Gruppen von Chromosomen, deren eine väterlichen, deren andere mütterlichen Ursprungs ist). — E. van Beneden 1884. — V. Heterodynamie der Chromosomen (die Chromosomen je einer Gruppe oder je eines Sortimentes oder einer Garnitur nach der Ausdrucksweise C. Heiders sind verschiedenwertig). — W. S. Sutton 1902—1903. — VI. Homologie der Chromosomen (jedes Chromosom der einen Gruppe oder der einen Garnitur hat einen gleichwertigen Partner in der anderen Gruppe oder der anderen Garnitur). — W. S. Sutton von morphologischer und Th. Boveri von physiologischer Seite. — VII. Heteromerie der Chromosomen (die einzelnen Abschnitte je eines Chromosoms sind verschiedenwertig). — W. Roux, A. Weismann und Th. Boveri. — VIII. Kontinuität der Plasmosomen (Plasmosomen Arnold und Held = Mikrosomen Hanstein, Retzius und van Beneden; davon verschieden die Mikrosomen Strasburgers; vgl. darüber unter 3 oben[2]). — H. Held 1912 (in ähnlicher Form, nur mit Bezug auf die

[1]) Vgl. über den Prioritätsstreit zwischen van Beneden und Boveri das oben Gesagte. Nach den dort mitgeteilten Tatsachen ist nicht zu bestreiten, daß van Beneden der Erste war, der die Entdeckung, daß die Centrosomen stets erhalten bleiben, verallgemeinerte und aus ihr den Schluß zog, daß dieselben wesentliche Organe einer jeden tierischen Zelle sind. Eine solche Verallgemeinerung und damit eine bestimmte Theorie der Bedeutung der Centrosomen hat Boveri im Jahre 1887 ganz gewiß nicht aufgestellt. Er hat bloß einen Befund beschrieben, ohne daraus irgendwelche Schlüsse zu ziehen.

[2]) Die Plasmosomen Arnolds und Helds sind übrigens auch etwas ganz anderes, als was 1898 und dann u. a. auch wieder 1911 Montgomery jr. mit diesem Ausdruck bezeichnete. Montgomery verstand damit eigentümliche in den Kernen der Spermatogonien und Spermatocyten verschiedener Hemipteren nachgewiesene Gebilde. Meiner Meinung nach

achromatischen Fäden, schon früher von K. von Kostanecki aufgestellt und in gewissem Sinne vorbereitet durch Benda und Meves).

V. Zum Schluß will ich noch ein paar Worte über meine eigenen Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Ascariseies sagen und die darauf gegründete Auffassung beider Vorgänge auseinandersetzen. Ich brauche kaum zu erwähnen, daß ich seit dem Erscheinen des Hauptwerkes van Benedens, also seit der Mitte der achtziger Jahre, diesem Gegenstand ununterbrochen meine Aufmerksamkeit zugewendet habe. In den Jahren, in denen ich noch selbst die embryologischen Übungen leitete, habe ich schon aus diesem Grunde regelmäßig jedes Jahr eine große Zahl von Präparaten über Reifung und Befruchtung des Ascariseies angefertigt und untersucht und viele davon gezeichnet und demonstriert. In größerem Umfange habe ich dann diese Untersuchungen aus Anlaß dieser Arbeit wieder aufgenommen, zunächst allerdings nur, um mir noch über einige Punkte der van Benedenschen Darstellung Klarheit zu verschaffen. Wenn ich nun auch noch zu keinem völligen Abschluß gekommen bin, so glaube ich doch, daß die bisher gewonnenen Resultate ihre Mitteilung durchaus rechtfertigen werden. Wer die über die Reifung des Ascariseies in der Literatur vorhandenen Bilder kennt und mit den hier gegebenen vergleicht, mag vielleicht den Eindruck bekommen, als hätte ich ganz andere Eier, Eier eines anderen Tieres, vor mir gehabt; und doch tragen die Bilder in sich selbst schon die Gewähr, daß ich es nicht mit Kunstprodukten zu tun hatte; Bilder von solcher Klarheit, Regelmäßigkeit und Schönheit erhält man nur von tadellos fixierten, konservierten und gefärbten Objekten. Aber nicht darauf allein kam es an. Die meisten meiner Vorgänger haben die Eier entweder in Canadabalsam oder Damarlack eingeschlossen und sie dann in der Lage untersucht, in der sie sich ihnen gerade darboten, oder aber sie haben die ganzen „Eischläuche", d. h. die mit Eiern vollgepfropften Uteri geschnitten und die einzelnen Schnittbilder aufeinander zu beziehen gesucht. Ich dagegen habe die Eier, die mir gerade zur Untersuchung dienten, in Glycerin oder Nelkenöl untersucht, und zwar habe ich von diesen Flüssigkeiten so viel verwendet, daß ich die Eier unter dem Deckgläschen bequem und mit Sicherheit und ohne

---

sollte man auf die Gebilde des Kerns nicht den Ausdruck Plasma anwenden. Ich habe daher den Ausdruck im Sinne Arnolds und Helds verwendet.

eine Deformierung befürchten zu müssen, rollen konnte; so habe ich sie also in jede beliebige Lage bringen können[1]). Wieviel ich dadurch erreichte, mögen die Figuren zeigen. Ich bemerke noch, daß ich das Hauptaugenmerk auf die chromatischen Elemente gelegt und die achromatischen geformten und ungeformten Substanzen, den Bau des Protoplasmas usw. nur ganz nebenbei beachtet habe. Es ist das mit Absicht geschehen, da Kollege Held schon seit längerer Zeit mit der Untersuchung des Protoplasmas und vor allem der Frage nach der Beteiligung der geformten Teile des Protoplasmas des Spermatozoons an der Befruchtung beschäftigt ist und ich selbstverständlich nicht auf sein Arbeitsgebiet übergreifen wollte. Freilich, ganz und gar konnte ich den Vorgängen im Protoplasma meine Augen nicht verschließen. Ich erwähne aber, daß ich lediglich solche Färbemethoden angewendet habe, die mir Aufschluß über die Zusammensetzung der chromatischen Figuren bringen konnten, daß ich dagegen von eigentlichen Plasmafärbungen abgesehen habe.

Hatte ich mir auf diese Weise ein eigenes Urteil über die Reifung, Befruchtung und Teilung des Ascariseies verschafft, so war ich andererseits auch schon frühzeitig bestrebt, die Befruchtung des anderen klassischen Objektes für solche Untersuchungen, des Echinideneies, kennen zu lernen; so habe ich denn wiederholt an den zoologischen Stationen in Neapel und Triest Untersuchungen darüber angestellt. Auch diese hatten damals zu einigen neuen Ergebnissen geführt, jedoch habe ich darüber nie etwas publiziert, und später sind andere Forscher durchaus selbständig zu den gleichen Resultaten gekommen. Ich werde also nur von meinen Beobachtungen an Ascaris sprechen.

Bekanntlich sind die Eier von Ascaris, sowie man sie in den Eischläuchen findet, gewöhnlich regelmäßig kugelig. Indessen findet man zuweilen Tiere, deren Eier von den jüngsten, unbefruchteten an, bis zu den ältesten, welche bereits wohlentwickelte Vorkerne enthalten oder in denen die Eier bereits in Furchung begriffen sind, sehr schön und regelmäßig oval sind und in ihrer Form an Kibitz- oder Möveneier erinnern. Sie besitzen also einen sehr spitzen und einen sehr stumpfen Pol und behalten diese Form auch bei, wenn die Eischale ihre definitive Dicke erreicht hat. Bei solchen Eiern ist die Schale am spitzen Pol deutlich dicker als am stumpfen, und außerdem geht von jenem oft eine Art Stiel aus. Gerade diese ovalen Eier

[1]) Dies ist auch von einigen früheren Untersuchern geschehen.

haben mir in Beziehung auf die frühesten Stadien der Reifung die schönsten Bilder gegeben.

Das Spermatozoon scheint stets am spitzen Pol des Eies, der auch in seinem feineren Bau vom stumpfen verschieden ist, einzudringen. Der spitze Pol ist also als Imprägnationspol im Sinne van Benedens zu bezeichnen. Sowie das Protoplasma des Spermatozoons die Oberfläche des Dotters berührt, ändert sich seine Beschaffenheit, was daraus zu entnehmen ist, daß es sich nunmehr (Boraxcarmin) blaßrosarot färbt, während es vorher ganz ungefärbt blieb. Auf diesen Umstand hat schon van Beneden hingewiesen, und ich würde ihn nicht erwähnen, wenn nicht diese Angabe, ebenso wie zahlreiche andere, die sich auf das Eindringen des Spermatozoons beziehen, offenbar auf Grund unzureichender Präparate, von sehr vielen Forschern bestritten worden wäre. In demselben Maße, in dem das Spermatozoon in das Ei eindringt, wird auch sein Protoplasma mehr und mehr färbbar. Wenn es dann vollkommen eingedrungen ist, hat auch die dünne, an der Spitze etwas verdickte Protoplasmahülle des Glanzkörpers eine blasse Farbe angenommen. Nun ändert das Spermatozoon sehr rasch seinen Ort. Es wandert von dem spitzen Pol sehr rasch in die Tiefe, und man kann es dann, wie es scheint, an jeder beliebigen Stelle finden. Es kommt sogar sehr oft vor, daß es viel näher dem stumpfen als dem spitzen Pol angetroffen wird. Und doch möchte ich glauben, daß sein Weg streng vorgezeichnet ist; zum mindesten spricht das, was ich gesehen habe, nicht gegen die Vermutung, daß es sich während seiner Wanderung an eine bestimmte Ebene, die vielleicht die Medianebene des Eies ist, hält. Interessant ist, daß das Spermatozoon anfangs augenscheinlich die zentrale, trübe, körnige Masse des Eies meidet; diese Masse, von der nach außen protoplasmatische Fortsätze ziehen, liegt in ovalen Eiern dem spitzen Pol erheblich näher als dem stumpfen, in runden dagegen ungefähr in der Mitte. Sie ist stets von allen Seiten von dem von hyalinen, zum Teil sehr großen Dotterkugeln durchsetzten, peripherischen Dotter umschlossen. Wenn nun aber auch anfangs das Spermatozoon diese zentrale trübe Masse zu meiden scheint, so verhält es sich zu derselben später geradezu umgekehrt. Es dringt in dieselbe ein und bleibt in ihrer Mitte liegen.

Das Keimbläschen unreifer Eier aus dem unteren Ende des Ovariums enthält in der Regel zwei größere chromatische Massen von

sehr plumpem Aussehen. Diese Massen erinnern zuweilen an dicke rechteckige Platten, die an den Längsseiten verdickt sind, ja zuweilen hier in zwei Schenkel auseinanderweichen. Dadurch machen sie den Eindruck, als seien sie aus der Längsverschmelzung zweier chromatischer Elemente hervorgegangen. Ganz gewöhnlich ist die eine der beiden chromatischen Platten etwas länger als die andere. Und nun ist zu bedenken, daß bei Ascaris meg. bivalens — auf diese Varietät beziehen sich meine Beobachtungen — in die Konstitution des Kernes der Oogonien, geradeso wie in die der Spermatogonien, vier chromatische Elemente eingehen. Zwei davon sind bekanntlich väterlicher, zwei mütterlicher Abkunft. Nun hat schon van Beneden darauf hingewiesen, daß von den zwei väterlichen und ebenso von den zwei mütterlichen Chromosomen eines länger zu sein pflegt als das andere. Nach alledem liegt die Annahme nahe, daß die zwei chromatischen Platten des unreifen Ascariseies aus der Aneinanderlagerung oder Konjugation der homologen väterlichen und mütterlichen Chromosomen entstanden sind; die größere Platte dürfte also aus der Konjugation der zwei längeren, die kleinere aus der der kürzeren Chromosomen entstanden sein. Eine endgültige Entscheidung in dieser Frage wird aber erst die direkte Beobachtung zu bringen haben.

Ungefähr denselben Bau wie im unteren Ende des Ovariums zeigt das Keimbläschen auch im oberen Ende des Uterus kurz nach dem Eindringen des Spermatozoons. Die Fig. 1, Taf. 1, zeigt ein Ei unmittelbar nach dem Eindringen des Spermatozoons. In der gleichen Gegend des Uterus waren noch einzelne Eier zu finden, bei denen die Schwanzspitze des Spermatozoons noch außerhalb des Eies lag. — Das abgebildete Ei ist nicht ganz kugelig. Es stammt aber aus einem Uterus, dessen Eier in den weiter unten gelegenen Partien durchwegs schon kugelig waren. Es ist in einer Lage gezeichnet, bei der Spermatozoon und Keimbläschen in einer Ebene liegen, die auf der Ebene des Papieres senkrecht steht. Das Keimbläschen liegt in einer sehr viel höheren Ebene als das Spermatozoon. Die Höhendifferenz ist so groß, daß man, wenn man aufs Keimbläschen eingestellt hat, vom Spermatozoon nichts sieht und umgekehrt. Die Achse des Spermatozoons fällt ungefähr in die Ebene, die man zwischen den beiden chromatischen Massen des Keimbläschens durchlegen kann. Es sieht fast aus, als ob von der größeren chromatischen Masse ein tiefer liegender und daher in der

Zeichnung heller gehaltener Brocken abgelöst wäre. Ob dieser vollkommen abgelöst und frei ist oder noch mit der größeren Masse zusammenhängt, konnte ich nicht entscheiden. Ähnliche Bilder habe ich wiederholt gesehen. Die Körnchen im Protoplasma des Spermatozoons sind (mit alkoholischem Boraxcarmin) blaßrosarot gefärbt. Wie gesagt nimmt das Protoplasma diese Farbe an, sowie das Spermatozoon in das Ei eindringt. Der Glanzkörper und überhaupt der ganze Schwanz des Spermatozoons ist in der Figur in starker Verkürzung zu sehen. Von den zwei chromatischen Platten des Keimbläschens gehen ziemlich derbe, glänzende, achromatische Fibrillen nach der noch gut erhaltenen Membran. An diese setzen sich oder von ihr gehen radiär verlaufende protoplasmatische Fäden aus. Das Keimbläschen ist nicht mehr ganz kugelig.

Die zweite Figur (Fig. 2, Taf. I) stellt ein anderes Ei aus derselben Gegend des Uterus in anderer Ansicht dar. Das Ei ist nicht längs oval, sondern eher etwas in die Quere gestreckt, was sicher nicht als typisch gelten kann und jedenfalls ohne tiefere Bedeutung ist. Spermatozoon und Keimbläschen liegen in dieser Ansicht nahezu in gleicher Höhe, d. h. sie sind bei einer und derselben Einstellung nahezu gleich scharf zu sehen. Vom Protoplasma des Spermatozoons, dessen rötlich gefärbte Körnchen undeutlich radiär angeordnet sind (vgl. van Beneden) gehen radiäre Fäden ins Protoplasma des Eies, und zwar bei dieser Ansicht des Eies vor allem nach zwei Richtungen: 1. gegen das Keimbläschen und 2. direkt ins Protoplasma des Eies. Ob ein Zusammenhang zwischen den extranucleären Fäden mit den innerhalb des Keimbläschens vorhandenen besteht, kann ich nicht sagen. Die chromatische Substanz des Keimbläschens ist zwar wieder im großen und ganzen zu zwei ungleich großen Massen oder Platten zusammengeordnet, läßt sich aber im Detail nicht sicher analysieren. Neben den zwei größeren Massen sind zwei kleinere zu sehen, die vielleicht mit der einen der größeren zusammenhängen.

Fig. 3 stellt ein Keimbläschen eines anderen Eies während des Eindringens des Spermatozoons dar. Sehr deutlich sind die achromatischen Fibrillen, die einerseits die beiden chromatischen Platten miteinander verbinden, andererseits mehr oder weniger radiär nach der Membran des Keimbläschens ziehen.

Nun schwindet die Wand des Keimbläschens. Ob dies im Stadium der Fig. 2 schon geschehen ist oder nicht, ist sehr schwer zu

entscheiden. Jedenfalls ist das Keimbläschen eckig geworden und läuft in zahlreiche Fortsätze aus, an denen sich radiär verlaufende protoplasmatische Fäden ansetzen. Im Zusammenhang mit dem Schwund der Membran des Keimbläschens nimmt dieses — wenn der Ausdruck Bläschen überhaupt noch erlaubt ist — zum Teil sehr merkwürdige Formen an, Formen, von denen eine von van Beneden besonders festgehalten und genauer untersucht worden ist. Ich meine damit die Y-förmige Figur, die in der Beschreibung der Reifung des Eies und der Bildung des ersten Richtungskörpers bei van Beneden eine so große Rolle spielt. In der Tat habe auch ich oft, und zwar zum Teil schon vor vielen Jahren, Figuren gefunden, die, soweit die achromatischen Fäden in Betracht kamen, in hohem Grade den von van Beneden gezeichneten entsprachen. Aber nicht bloß nach drei Richtungen, sondern auch nach vier, fünf oder noch mehr können von der zentralen, die chromatischen Elemente enthaltenden Partie oder dem Rest des Keimbläschens die Fäden nach der Peripherie ziehen. Gerade in diesen Stadien sind Schrumpfungen sehr häufig und veranlassen leicht Täuschungen. Was nun die chromatischen Elemente betrifft, so sieht man statt der typischen zwei Massen der früheren Stadien vier, von denen wieder zwei länger, zwei kürzer sind. Es haben sich also die in der sogenannten Synapsis konjugierten homologen Chromosomen wieder voneinander getrennt (Fig. 4). Diese Trennung ist nicht etwa als eine Längsspaltung der zwei chromatischen Platten des Keimbläschens aufzufassen; vielmehr ist sie von einer Längsspaltung, wie sie die Chromosomen einer typischen Mitose erfahren, sehr wesentlich verschieden. Dieses Stadium mit vier Chromosomen, zwei längeren und zwei kürzeren, geht wohl sicher sehr rasch vorüber. Ich schließe dies daraus, daß es von allen Stadien der Reifung weitaus das seltenste ist. Man kann in einem Eischlauch auch mehrere hundert Eier mit zwei chromatischen Platten oder aber acht Chromosomen antreffen, bevor man eins mit vier deutlichen Chromosomen trifft, die keine Spur einer Längsspaltung zeigen.

Um so häufiger sind Eier aus dem nun folgenden Stadium, einem Stadium, in welchem die chromatische Substanz des Keimbläschens zu vier Fadenpaaren angeordnet ist. Solche Eier erfüllen eine große Strecke des Uterus. Man findet die vier Fadenpaare in Eiern, die eben erst von einer äußerst dünnen Dotterhaut umschlossen sind, und solchen, bei denen diese schon eine sehr ansehnliche Dicke

besitzt. Die schönsten Bilder habe ich von Eiern erhalten, die die Form von Möven- oder Kibitzeiern hatten; nachdem ich sie hier gefunden hatte, konnte ich sie, allerdings mit einiger Mühe, auch an anderen Eiern finden. Es scheint aber, daß die Fäden zu dieser Zeit sehr leicht verquellen und unregelmäßig werden. Ich will zunächst das in Fig. 5 abgebildete Ei beschreiben. Das Ei hat die typische Möveneiform, ist also an dem einen, hellen Pol, der wohl sicher als Imprägnationspol im Sinne van Benedens zu bezeichnen ist, zugespitzt. Spermatozoon und Keimbläschen sind bei einer und derselben Einstellung gezeichnet, liegen also beide, bei dieser Ansicht, in gleicher Ebene. Im Protoplasma des Spermatozoons bemerkt man einige Vakuolen, im übrigen ziemlich grobe Körner. Der Glanzkörper ist zum Teil aufgelöst; sein Rest bildet eine stark lichtbrechende, sich nur wenig färbende, kugelige Masse, die von der aus der Auflösung hervorgegangenen hellen Substanz umgeben ist. In dieser nimmt der Rest des Glanzkörpers eine exzentrische Lage ein. Links oben vom Spermatozoon bis zur Spitze des Eies befindet sich ein heller Raum. Einen ähnlichen Raum, nur meistens genau unter der Spitze, habe ich oft gesehen und innerhalb dieses Raumes das offenbar eben eingedrungene Spermatozoon. Ich habe außerdem auch Eier gesehen, in welchen das Spermatozoon nur mit Kern und Protoplasma im Imprägnationspol steckte, während der Kegel mit dem Glanzkörper noch außerhalb lag. Unterhalb des Spermatozoons, also näher der Mitte des Eies, liegt eine dunkle, trübe, körnige Masse, von der Fortsätze nach der Peripherie ziehen. Sie ist in der Figur nur angedeutet. Sie wird allseitig von hellem Protoplasma, mit den großen hyalinen Dotterkugeln umgeben. — Tief unten links in der Figur, also in der Nähe des stumpfen Poles des Eies, liegt das Derivat des Keimbläschens. In einer protoplasmatischen, fast völlig klaren Substanz, von der nach der Peripherie körnige Fäden in den Dotter ziehen, liegt ein prachtvoller Fadenknäuel, der aus acht chromatischen Schleifen besteht, von denen je zwei zu einem Fadenpaar zusammengeordnet sind. Die acht Schleifen sind sehr lang, gewunden, von variköser Beschaffenheit, mit deutlicher Pfitznerscher Körnelung. Die Pfitznerschen Körner eines jeden Fadens stehen mit denen des ihm parallel laufenden Partners durch quere achromatische Brücken in Verbindung, so daß die Fadenpaare oft den Eindruck von Strickleitern machen. Außerdem ziehen aber auch achromatische Fibrillen von den Pfitznerschen Körnern nach

außen. Von den vier Fadenpaaren sind zwei länger als die übrigen; wenigstens gilt dies von der Mehrzahl der Fälle; und von diesen zweien ist gewöhnlich eines durch ganz besondere Länge ausgezeichnet. In dem abgebildeten Falle waren zwar die vier Fadenpaare sicher zu zählen und auseinander zu halten, aber es war schwer, ja fast unmöglich, mit Sicherheit ein Polfeld aufzufinden. Ein solches ist aber sonst bei einiger Aufmerksamkeit fast immer leicht nachzuweisen.

Die nächste Fig. 6 zeigt ein Ei aus derselben Region des Uterus mit wesentlich denselben Eigentümlichkeiten. Spermatozoon und Keimbläschen sind bei verschiedener Einstellung gezeichnet: das Keimbläschen bei sehr hoher, das Spermatozoon bei sehr tiefer. Am spitzen Pol des Eies bemerkt man einen hellen, kegelförmigen Raum. In einiger Entfernung davon liegt wieder die trübe Masse körnigen Protoplasmas, von der schon wiederholt die Rede war, und von der nach der Peripherie Fortsätze ausgehen. In der Peripherie des Eies liegen die zum Teil sehr großen hyalinen Dotterkugeln. Der Kern des Spermatozoons ist etwas plattgedrückt und schiefgestellt. Der Rest des Glanzkörpers ist etwas größer als in dem früheren Ei. Das Keimbläschen ist membranlos und enthält vier Fadenpaare, von denen eines sich durch besondere Länge auszeichnet; aber auch die anderen scheinen nicht ganz von gleicher Länge zu sein. Die Schleifenenden sind sämtlich dem Beschauer zugewendet, daher in der Zeichnung dunkler gehalten; die Schleifenwinkel sind durchwegs vom Beschauer abgekehrt. Es ist also an diesem Knäuel wie in der Mehrzahl der Fälle ein deutliches, hier vom Beschauer abgewandtes Polfeld zu sehen. Genau so wie dieses Ei sind alle aus der gleichen Region des Uterus gebaut, und es bietet einen besonderen Reiz, Hunderte von Eiern zu durchmustern und in jedem dieselbe Knäuelfigur und denselben Bau des Spermatozoons zu finden. Nur liegt, wie schon erwähnt, das Spermatozoon bald dem spitzen, bald dem stumpfen Pol etwas näher und wesentlich das gleiche gilt vom Rest des Keimbläschens.

Wie gesagt und wie auch leicht an den Figuren zu sehen, war in den abgebildeten Eiern ein Fadenpaar durch seine besondere Länge ausgezeichnet. Diese Tatsache habe ich auch in zahlreichen anderen Eiern aus derselben Region des Uterus konstatieren können. Auf dieses lange Fadenpaar folgte gewöhnlich ein zweites, etwas kürzeres und endlich zwei ungefähr gleich lange kurze. Ferner wieder-

hole ich, daß in allen Eiern dieses Stadiums das Protoplasma des Spermatozoons blaßrosarot gefärbt ist. Endlich hebe ich nochmals hervor, daß man zwar in der Mehrzahl der Eier das Spermatozoon näher dem spitzen als dem stumpfen Pol antrifft, daß aber auch zuweilen das Gegenteil vorkommt. — Zuweilen läßt schon jetzt der Kern des Spermatozoons zwei chromatische Massen erkennen, die aber noch miteinander verbunden zu sein scheinen. Ich habe in den Fig. 5 und 6 das das Keimbläschen umgebende Protoplasma nach anderen Präparaten eingetragen, die diese Verhältnisse deutlicher zeigten als die, in welchen die Fadenknäuel so schön sichtbar waren.

Die nächste Fig. 7 zeigt ein Ei aus demselben Uterus, das aber schon etwas weiter entwickelt war. Es stammte aus einer näher der Vagina gelegenen Region und zeichnete sich durch eine erheblich dickere Dotterhaut aus. Diese war am spitzen Pol dicker als am stumpfen, wovon freilich an der Figur wenig zu merken ist. Das abgebildete Ei ist nämlich so gedreht, daß der spitze Pol bedeutend tiefer liegt als der stumpfe. Dreht man das Ei in andere Lage, so sieht man ohne weiteres, daß es genau dieselbe Möveneiform zeigt wie die eben beschriebenen Eier, und daß die Eimembran am spitzen Pol deutlich dicker ist als am stumpfen. In der Nähe des spitzen Poles, also exzentrisch im Dotter, bemerkt man wieder das trübe, grob granulierte Protoplasma. Der Glanzkörper des Spermatozoons ist schon in weit fortgeschrittener Auflösung begriffen. Vom Protoplasma gehen, wie früher, Fortsätze in den Dotter. Der Fadenknäuel läßt vier sehr schöne, deutliche Fadenpaare erkennen von demselben Bau wie früher; nur schienen mir jetzt die Fäden etwas kürzer zu sein. Das ziemlich gut erkennbare Polfeld des Knäuels ist gegen das trübe Protoplasma im Innern des Dotters gekehrt. Die gleiche Erscheinung habe ich an den Fadenknäueln zahlreicher Eier bemerkt. Von den vier Fadenpaaren scheinen zwei länger, zwei kürzer zu sein; an anderen Präparaten aus derselben Region des Uterus trat diese Erscheinung aber viel deutlicher und sicherer hervor.

Ich halte die Tatsache, daß sich die chromatische Substanz des Keimbläschens, sowie sich das Ei zur ersten Richtungsteilung anzuschicken beginnt, zu einem typischen Knäuel mit längsgespaltenen chromatischen Elementen und deutlichem Polfeld anordnet, für prinzipiell ungemein wichtig. Sie ist der beste Beweis dafür,

daß die erste Richtungsteilung nach Art einer typischen Mitose eingeleitet wird. Aber auch der weitere Verlauf ist der einer typischen Mitose. Bei einer solchen ordnen sich die Chromosomen im Äquator einer spindelförmigen Figur zusammen, und die Spalthälften eines jeden Chromosoms, die „Tochterschleifen", weichen nach den beiden Polen der Figur auseinander. Ganz dasselbe finden wir bei der ersten Richtungsteilung.

Leider besteht zur Zeit hier noch eine Lücke in der Reihe meiner Zeichnungen. Auch stammen die nächsten Eier aus einem anderen Uterus, und damit hängt es vielleicht zum Teil zusammen, daß die Chromosomen jetzt so sehr viel kürzer und dicker erscheinen als früher. Übrigens muß man sich daran erinnern, daß auch bei einer gewöhnlichen Mitose die Chromosomen beim Übergang vom Knäuel zum Mutterstern sich verkürzen und verdicken, und daß ihre Windungen sehr beträchtlich zurücktreten, so daß schließlich nur eine einzige als sogenannter Schleifenwinkel erhalten bleibt. Wir werden sehen, daß bis zu einem gewissen Grade und in einem beschränkten Sinn diese Schleifenform der Chromosomen bei den Richtungsteilungen von Ascaris erhalten bleibt, wenn auch die einzelnen Chromosomen einen sehr flachen Bogen beschreiben und ziemlich dicke, mäßig gekrümmte Stäbchen darstellen; der Scheitelpunkt der Krümmung dieser Stäbchen ist dem „Schleifenwinkel" eines Chromosoms einer typischen Gewebsmitose zu vergleichen. Dem Umstande also, daß die Chromosomen von Ascaris in den jetzt folgenden Stadien der ersten Reifungsteilung eine etwas ungewöhnliche Form haben, kann wohl sicher keine tiefere Bedeutung beigemessen werden. Auffallender und vielleicht auch wichtiger sind zwei andere Unterschiede zwischen der ersten Reifungsteilung von Ascaris und einer gewöhnlichen Mitose. Der erste betrifft die Anordnung der Chromosomen in der ersten Richtungsspindel, der zweite die Form der achromatischen Spindel selbst. Was den ersten Punkt betrifft, so wissen wir seit langem, daß sich die längsgespaltenen Chromosomen des Mutterknäuels vor der Umordnung der Spalthälften zu einer eigentümlichen Figur zusammenordnen, die, in der Richtung der Spindelachse betrachtet, die Form eines Sterns hat, ein Umstand, der bekanntlich Flemming veranlaßte, dieses Stadium als das des Muttersterns oder Monasters zu bezeichnen. Die Chromosomen der ersten Richtungsfigur von Ascaris erscheinen dagegen nie in Form eines solchen Sterns; für das einem Mutterstern einer gewöhnlichen

Mitose entsprechende Teilungsstadium von Ascaris würde der alte Ausdruck Äquatorialplatte viel besser passen. Eine prinzipielle Bedeutung kann aber diesem Unterschiede gegenüber einer gewöhnlichen Mitose gewiß auch nicht beigemessen werden. Der zweite Punkt betrifft die Form der achromatischen Spindel. Es ist bekannt, daß weitaus in der Mehrzahl der Fälle die achromatische Spindel in den Reifungsteilungen genau so aussieht, wie die Spindel einer gewöhnlichen Mitose, mit anderen Worten, daß die Spindel zwei deutliche Pole mit Polkörperchen besitzt, gegen welche die Spindelfasern zentriert sind. So ist es beispielsweise nach v. Kostanecki und Wierzejski bei Physa, nach Edm. B. Wilson bei Nereis, nach Lillie bei Unio, nach Bradney Griffin bei Thalassema, nach Boveri bei Pterotrachea der Fall; und diesen Beispielen ließen sich mit Leichtigkeit aus der Literatur zahlreiche andere anreihen. Bei Ascaris dagegen besteht während der Reifungsteilungen keine richtige zweipolige Spindel, vielmehr sieht die Spindel wie eine locker gebundene Garbe aus. Die Spindelfasern laufen an beiden Seiten der chromatischen Figur zu mehreren Körnchen zusammen, ähnlich wie dies schon wiederholt beschrieben worden ist; statt in scharf begrenzte Polkörperchen, wie sie sich in den angeführten Fällen an den beiden Enden der Richtungsspindel finden, gehen bei Ascaris bekanntlich die Spindelfasern in breite Platten über. Zuweilen kommt es vor, daß auf der einen Seite die Spindelfasern zu zwei mehr oder weniger deutlichen Kegeln zusammengeordnet sind, daß sie aber auf der anderen Seite einen einzigen Kegel mit sehr tief und breit abgestutzter Spitze bilden. Möglicherweise haben auch solche Fälle zuweilen van Beneden zu der Annahme Y-förmiger Figuren geführt. — Ich habe mich oft gefragt, ob denn ein scharf begrenztes Polkörperchen zu den wesentlichen Attributen einer Metazoenmitose gehöre und ob nicht vielleicht unter Umständen dieses Polkörperchen in noch kleinere Körner aufgelöst sein könne. Statt eines einzigen Corpusculum polare oder centrale würde man es dann mit einer Art Area polaris oder centralis zu tun haben. In der Tat kann ich keinen Grund finden, der gegen eine solche Annahme angeführt werden könnte.

Nach diesen Bemerkungen gehe ich wieder zur Beschreibung meiner Figuren über. Die beiden Fig. 8a und b stellen ein und dasselbe Ei in zwei verschiedenen Ansichten dar. Die Spindel, die schon gut ausgebildet ist, steht zu dieser Zeit noch nicht senk-

recht zur Oberfläche des Eies, sondern schief, ihr eines Ende liegt der Oberfläche etwas näher als das andere. In a sehen wir das Ei in der Richtung des Verlaufes der Spindelfasern, die also als glänzende Punkte erscheinen, in b sehen wir dasselbe Ei ungefähr, aber nicht ganz, um 90° gedreht. Man sieht schief auf die Spindel, deren eines Ende der Oberfläche des Eies näher liegt als das andere. Ganz in der Tiefe sieht man das Spermatozoon; es nimmt bereits ungefähr die Mitte des Eies ein. In b sind also die Chromosomen des Keimbläschens bei sehr viel höherer Einstellung gezeichnet, als das Spermatozoon. Links vom Kern des Spermatozoons, der bereits den Beginn einer Zweiteilung erkennen läßt, liegt ein heller, runder Körper, der aus der Auflösung des Glanzkörpers hervorgegangen ist. Ob von diesem selbst noch ein ungelöster Rest zurückgeblieben ist, kann ich nicht sagen.

Die nächsten drei Bilder (9a, b und c) stellen ein in der Ansicht der Fig. a längst bekanntes und in alle Lehrbücher der Entwicklungsgeschichte übergegangenes Stadium der ersten Richtungsteilung dar. Weniger, ja zum Teil gar nicht bekannt, sind die Bilder b und c. Das Ei stammt aus einem tiefer gelegenen Teil des Uterus als das vorige. Die Schale ist dementsprechend etwas dicker als bei dem vorigen Ei, aber dünner als beim folgenden. Die Richtungsspindel ist bis nahe an die Oberfläche des Eies gerückt, hat sie aber noch nicht berührt (vgl. a und b). Sie besteht aus derben, starken Fibrillen, ganz wie sie vor kurzem aus einem späteren Stadium (zweite Richtungsteilung) von Retzius, dem wir eine der besten Arbeiten über die Eireifung von Ascaris verdanken, beschrieben worden ist. Sie sitzt (vgl. Fig. b) mit ihrer zentralen Platte oder ihrem zentralen Ende der trüben zentralen Protoplasmamasse des Eies, die jetzt vom Spermatozoon eingenommen wird, unmittelbar auf. Ich habe dies oft auch an ungefärbten, nicht aufgehellten Eiern dieses und ähnlicher Stadien gesehen. Die chromatische Figur besteht, wie bekannt, aus acht mäßig langen, bogenförmig gekrümmten Stäbchen. Zur genaueren Analyse der Figur empfiehlt es sich, sich dessen zu erinnern, was das Studium der Knäuelfiguren früherer Stadien gelehrt hat. Wir haben in diesen acht lange, vielfach gewundene, dünne chromatische Fäden mit deutlicher Pfitznerscher Körnelung gefunden, von denen je zwei immer zu einem Paar zusammengeordnet waren. Der Knäuel war also durch vier Fadenpaare charakterisiert. Jedes Paar war aus der Längsspaltung eines primären

chromatischen Elementes entstanden. Von den vier Fadenpaaren waren zwei länger, zwei kürzer. Von den ersteren zeichnete sich gewöhnlich eines durch ganz besondere Länge aus. Diese vier Chromosomen leiten sich von den vier Chromosomen der Oogonien ab, die sich während der Synapsis vorübergehend aneinandergelegt hatten; die Chromosomen der Oogonien aber leiten sich bekanntlich von den zwei Vorkernen ab. Nun hat schon, wie oben hervorgehoben wurde, van Beneden gewußt, daß von den zwei Chromosomen eines jeden Vorkerns gewöhnlich das eine etwas länger ist als das andere. Daher erklärt es sich, daß von den vier aus der Synapsis hervorgegangenen Chromosomen zwei länger und zwei kürzer sind, und daß wir im Knäuel zwei lange und zwei kurze Fadenpaare unterscheiden müssen. Die zwei langen Fadenpaare sind einander homolog und ebenso die zwei kurzen. In der Äquatorialebene der ersten Richtungsspindel legen sich nun die homologen Fadenpaare zu den bekannten Tetraden aneinander. Die eine der beiden Tetraden einer Ascaris meg. bivalens besteht aus den zwei langen, die andere aus den zwei kurzen Fadenpaaren. Dieses Verhältnis tritt in der Fig. 9 nicht deutlich hervor, wohl aber in den folgenden (10 und 12) und in der ungeheueren Mehrzahl der Eier dieses und ähnlicher Stadien. Man begegnet immer und immer wieder beim Durchmustern von Tausenden von Eiern derselben Erscheinung und kann fast stets konstatieren, daß die eine Tetrade aus längeren, die andere aus kürzeren Fäden besteht. In sehr vielen Fällen kann man überdies beobachten, daß von den vier langen Chromosomen der einen Tetrade zwei länger sind als die beiden anderen, und zwar liegen diese zwei stets senkrecht übereinander, nie nebeneinander in der Äquatorialebene. Es ist dies wichtig, denn es lehrt, daß die homologen Fadenpaare sich so aneinanderlegen, daß die Ebenen, die wir durch jedes Fadenpaar legen können, senkrecht stehen, also in der Richtung der Spindelachse, nicht horizontal oder parallel der Äquatorialebene. Oder, anders ausgedrückt, die, eine Tetrade zusammensetzenden homologen Fadenpaare liegen nicht über-, sondern nebeneinander. Es ist dies für die Auffassung und das Verständnis der Richtungsteilungen überhaupt, und im besonderen der ersten, von großer Wichtigkeit. Betrachten wir nun zunächst die Fig. 9a. Wir sehen auf die Tetraden vom Ende der chromatischen Stäbchen aus. Die Stäbchen sind auf dem Querschnitt ungefähr kreisrund, und wir glauben also hier, wo wir die acht chromatischen Stäbchen von ihren

Enden aus sehen, acht chromatische Körner vor uns zu haben, die zu zwei Gruppen zusammengeordnet sind. In Wirklichkeit sind die Körner nichts anderes als die Enden der chromatischen Stäbchen. Davon überzeugt man sich sofort, wenn man das Ei um 90° dreht (b). Zunächst erscheint die Spindel jetzt viel schmäler; zweitens aber, und das ist das wichtigste, sieht man statt der acht chromatischen Elemente nur zwei; statt der acht scheinbaren Körner nur zwei Stäbchen. Diese zwei Stäbchen decken die unter ihnen in der Tiefe liegenden. Von den sechs anderen Stäbchen ist also nichts zu sehen. Nun drehen wir das Ei abermals um 90° und betrachten die Richtungsspindel von oben her (c). Hier sehen wir vier gekrümmte Stäbchen, von denen je zwei einer der beiden Tetraden angehören. Diese vier Stäbchen decken die vier anderen, mehr in der Tiefe gelegenen. Eines der Stäbchen (von oben gezählt das dritte) und ebenso sein unter ihm liegender und von ihm gedeckter und daher bei dieser Einstellung nicht sichtbarer Partner zeichnen sich durch besondere Länge aus.

Ganz besonders lehrreich ist aber auch der Bau und die Lage des Spermatozoons. Wie schon erwähnt, nimmt jetzt das Spermatozoon die Mitte des zentralen, trüben, granulierten Protoplasmas ein. Der Glanzkörper ist vollkommen aufgelöst; an seiner Stelle ist eine helle, kugelige Masse zu sehen, die wie eine von dunklerem Protoplasma umgebene Vakuole aussieht. Der Kern des Spermatozoons läßt eine Andeutung einer Zweiteilung erkennen — aber nicht mehr als eben eine Andeutung. Im übrigen ist der Kern etwas plattgedrückt und in der Ansicht der Fig. a schiefgestellt. In Fig. b erscheint der Kern deutlich zweilappig, was wohl auch als Andeutung der Zweiteilung aufzufassen sein dürfte. In den Fig. a und b sind die Richtungsspindel und das Spermatozoon bei einer und derselben Einstellung zu sehen; sie liegen also beide in der Ebene des Papieres; die Fig. c dagegen ist bei zwei verschiedenen Einstellungen gezeichnet; die Chromosomen der Richtungsfigur bei hoher, das Spermatozoon bei tiefer. Das Ei ist so gedreht, daß die Chromosomen der Richtungsfigur das Spermatozoon nicht decken. Stellt man, nachdem man die vier oberflächlichen Chromosomen beobachtet hat, etwas tiefer ein, so sieht man die vier tieferen Chromosomen, und erst bei sehr viel tieferer Einstellung kommt das Spermatozoon zum Vorschein. Alle drei Figuren zusammen erwecken die Vermutung, daß dem Ei ein bilateral-symmetrischer Bau zugrunde liegt. Ich würde in die

Fig. b und c die Symmetrie- oder Medianebene senkrecht auf die Ebene des Papieres von oben nach unten ziehen. In Fig. a fällt die Symmetrieebene in die Ebene des Papieres. Das habe ich oft und oft bestätigt gefunden, und ich bin daher der Ansicht, daß die Auffassung van Benedens, daß das Ei von Ascaris ein bilateral-symmetrischer Organismus sei, durchaus gerechtfertigt ist. Freilich ist diese Auffassung fast von allen Nachuntersuchern bestritten worden.

Die drei Fig. 10a, b und c zeigen im wesentlichen das gleiche, obwohl sie einer viel weiter unten gelegenen Portion desselben Uterus entnommen sind, was unter anderem aus der sehr beträchtlichen Dicke der Eihülle hervorgeht. Die drei Figuren zeigen wieder das Ei in drei aufeinander senkrechten Richtungen. Die Spindel ist etwas weiter nach der Oberfläche gerückt; die acht zu zwei Tetraden geordneten Chromosomen stehen genau so, wie auf den drei vorhergehenden Bildern. a zeigt also wieder eine Seitenansicht, b eine Ansicht von vorn oder hinten und c eine Ansicht von oben oder unten. In a sind die acht Chromosomen wieder von ihren Enden aus zu sehen, in b sieht man von den acht Chromosomen nur zwei, während die übrigen sechs von diesen gedeckt werden, und in c sieht man die vier der Oberfläche des Eies benachbarten, welche die vier tiefer gelegenen decken. Von diesen vier sind zwei (von oben nach unten gezählt, das dritte und vierte) deutlich länger und zugleich etwas weniger gekrümmt als die zwei anderen. Die gleiche Länge zeigen auch die in der Tiefe gelegenen, also von den oberflächlichen gedeckten und daher bei dieser Einstellung nicht sichtbaren. Fast stets kehren die Chromosomen einer Lage einer Tetrade einander ihre konvexen Seiten zu; vgl. die Fig. 9 und 10; nur selten findet man Ausnahmen von dieser Regel. Der Kern des Spermatozoons ist, wie dies jetzt oft beobachtet werden kann, zunächst von einem hellen, homogenen Hofe umgeben, auf den dann eine granulierte, offenbar vom Protoplasma des Spermatozoons stammende, an der Peripherie in radiär angeordnete Zacken auslaufenden Masse folgt. Die Stellung und relative Dicke dieser protoplasmatischen Masse und des Kerns sind auf den Figuren zu sehen. — Von der Lage der Symmetrieebene des Eies gilt das früher Gesagte.

Ich habe noch ein paar Worte über gewisse Varianten der Form und Lage der Chromosomen zu sagen, wozu ich bemerke, daß das Gesagte auch für die vorhergehenden Stadien gilt. Vor allem ist zu beachten, daß die oberflächlichen Chromosomen nicht immer

dieselbe Krümmung zeigen wie ihre in der Tiefe gelegenen Partner. Ich habe einmal ein Ei beobachtet, in welchem der tiefer gelegene Partner eines oberflächlichen, in gewöhnlicher Weise gebogenen Chromosoms S-förmig gekrümmt war. Im allgemeinen aber wiederholen die tieferen Chromosomen die Biegungen der oberflächlichen. Was ferner die Lage der Chromosomen der beiden Tetraden zueinander betrifft, so bemerke ich, daß es Fälle gibt, in welchen die Chromosomen der beiden Tetraden senkrecht aufeinander stehen; dann erhält man in der Ansicht senkrecht auf die Oberfläche des Eies, also z. B. statt des in Fig. 10c gezeichneten Bildes etwa folgendes:)(⌣ ⌢. Natürlich erhält man dann nie eine Ansicht, wie sie in den Fig. 9a und 10a wiedergegeben ist.

Ich lasse nun die Beschreibung der nächsten zwei Bilder (Fig. 11a und b) folgen. Die äußeren und inneren oder oberflächlichen und tiefen Chromosomen der beiden Tetraden sind auseinandergerückt, die äußeren haben die Oberfläche des Dotters erreicht und die inneren sind durch einen weiten Abstand von ihnen getrennt. Äußere und innere Chromosomen stehen aber noch durch dicke, stark lichtbrechende achromatische Fäden in Verbindung. Dabei ist es im höchsten Grade auffallend, daß sich die Fibrillen zum Teil überkreuzen, so daß nicht bloß jedes Chromosom mit dem korrespondierenden, unter ihm liegenden Partner verbunden ist, sondern auch eventuell mit dem einen oder anderen neben diesem Partner gelegenen Chromosom. Namentlich sind die Überkreuzungen der Fibrillen in der Mitte von Interesse; sie zeigen, daß nicht bloß die Chromosomen einer und derselben Tetrade, sondern auch die der einen Tetrade mit der der anderen, benachbarten in Verbindung stehen. Ich habe dies wiederholt gesehen, so daß daran kein Zweifel sein kann. Ich brauche kaum hervorzuheben, daß man in Fig. 11a die Chromosomen wieder von ihren Enden aus sieht. Sie zeigen in dieser Ansicht, wenn sie weit auseinandergewichen sind, oft Birnenform und sind so gestellt, daß die schmalen Enden der äußeren den schmalen der inneren zugekehrt sind. Das Spermatozoon läßt zwar keinen Glanzkörper mehr erkennen, aber der radiär gezackte protoplasmatische Hof ist dort, wo früher (z. B. bei 9) der Glanzkörper gelegen hatte, deutlich dicker als sonst. Der zweilappige Kern wird wieder von einem hellen körnchenfreien Hof umgeben. — Das zweite Bild (Fig. 11b) stellt dasselbe Ei von der Oberfläche dar; es ist also gegen früher um 90° gedreht. Die Figur ist eine Kombi-

nation aus drei verschieden tiefen Einstellungen. Am dunkelsten sind die vier äußeren Chromosomen, von denen je zwei einer Tetrade angehört haben, gehalten. Sie decken zum größten Teil die inneren Chromosomen, die in der Figur blaß gehalten sind. Ich habe das Ei so weit gedreht, daß von diesen vier inneren Chromosomen noch etwas zu sehen ist. Bei ganz tiefer Einstellung, d. h. bei Einstellung auf die Mitte des Eies, ist dann auch das Spermatozoon eingetragen. Bei der Stellung, welche ich dem Ei gegeben habe, ist es etwas nach rechts verschoben.

Von den nun folgenden Stadien, welche die völlige Ausstoßung des ersten und die Bildung des zweiten Richtungskörperchens betreffen, will ich, da sie im allgemeinen ziemlich gut bekannt sind, nur ein einziges Bild geben, ein Bild, welches den Beginn der Umordnung der Chromosomen der Dyaden zeigt. Wie bekannt, sind von den vier Chromosomen einer jeden Tetrade die zwei äußeren oder oberflächlichen zusammen mit etwas achromatischer Eisubstanz als erstes Richtungskörperchen ausgeschieden worden, während die zwei tieferen oder inneren als ebenso viele Dyaden als früher Tetraden vorhanden waren, im Dotter zurückgeblieben sind. In unserem Falle sind also im ganzen zwei Dyaden, also zusammen vier Chromosomen, vorhanden. Von diesen vier Chromosomen sind zwei länger, zwei kürzer; die zwei langen bilden die eine, die zwei kurzen die andere Dyade. Der Ursprung oder die Herkunft dieser vier Chromosomen ist nach dem Gesagten klar. Von den zwei langen Chromosomen stammt das eine in letzter Linie vom männlichen, das andere vom weiblichen Vorkern; und ganz dasselbe gilt von den beiden kurzen Chromosomen der anderen Dyade. Jede Dyade besteht also aus einem väterlichen und einem mütterlichen Chromosom. Wäre nun die zweite Reifungsteilung, wie dies jetzt gewöhnlich angenommen wird, eine wirkliche Mitose, so müßten sich — darüber sollte denn doch wohl keine Meinungsverschiedenheit möglich sein — die Chromosomen der beiden Dyaden zunächst der Länge nach spalten, so wie es die Chromosomen vor der ersten Reifungsteilung tun. Dies geschieht aber nicht[1]). Die Chromosomen

[1]) Die Frage, ob nicht die Chromosomen der Dyaden nach vollzogener Bildung des ersten Richtungskörperchens zunächst in ein Kerngerüst übergehen müßten, aus dem sich dann erst später die Chromosomen wieder herauszubilden hätten, will ich ganz unerörtert lassen. Bei Ascaris geschieht es sicher nicht.

bleiben ungespalten und die Art der Umordnung, die sie erfahren, hat mit der Umordnung der Spalthälften der Chromosomen bei einer gewöhnlichen Mitose oder auch bei der ersten Reifungsteilung auch nicht das geringste zu tun. Es ist mir immer unverständlich gewesen, wie Boveri auf S. 65 seiner „Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns" sagen konnte, daß die Chromosomen bei der zweiten Richtungsteilung „den normalen mitotischen Vorgang sozusagen simulieren". Wer eine Krankheit simuliert, ist nicht krank, und wenn er noch so sehr die Symptome der Krankheit vorzutäuschen weiß; eine simulierte Krankheit ist eben keine Krankheit und ebensowenig ist eine simulierte Mitose eine Mitose. Wäre es nicht richtiger gewesen, einfach zu sagen, die zweite Richtungsteilung sei keine Mitose, sie sei ein Vorgang, der mit einer wirklichen, typischen Mitose nur eine gewisse äußere Ähnlichkeit hat? Die zweite Mitose sei also, kurz gesagt, als Pseudomitose oder Pseudokaryokinese zu bezeichnen, um den von van Beneden gebrauchten Ausdruck zu benutzen? Freilich würde sich Boveri mit einem solchen Eingeständnis der Auffassung van Benedens, die er doch im Jahre 1887 so heftig und entschieden bekämpft hatte, genähert haben.

Und nun sehen wir uns das in Fig. 12a und b abgebildete Ei genauer an. Es ist wieder in zwei aufeinander ungefähr senkrechten Richtungen gezeichnet. Das eine Bild ist ohne das andere nicht verständlich. Sehen wir uns zunächst das erste Richtungskörperchen an, das sich bereits völlig abgelöst hat (a). Es scheint nur eine einzige langgestreckte chromatische Masse zu enthalten, von der man leicht der Meinung sein könnte, sie sei aus der Verquellung der vier ausgestoßenen Chromosomen entstanden. Die Ansicht von der Oberfläche (b) belehrt uns aber eines Besseren; wir sehen hier innerhalb des Richtungskörperchens deutlich vier Chromosomen, zwei längere, zwei kürzere, sehen aber zugleich — davon können wir uns sofort bei tieferer Einstellung überzeugen —, daß die im Dotter zurückgebliebenen Chromosomen der zwei Dyaden mit ihrem längsten Durchmesser senkrecht stehen auf den Chromosomen des Richtungskörperchens. Wir sehen also in a nur ein einziges Chromosom des Richtungskörperchen, das die übrigen drei vollkommen deckt; dagegen sehen wir die vier im Ei zurückgebliebenen und zu zwei Dyaden geordneten Chromosomen von ihren Enden aus, also deutlich voneinander getrennt. Die beiden Chromosomen einer Dyade sind, wie

die Figur zeigt, durch achromatische Fäden miteinander verbunden; sie sind schief gegeneinander gestellt, und zwar die der einen Dyade mehr als die der anderen. Daraus ist, wie ich glaube, nur zu schließen, daß die Umordnung bei der einen Dyade etwas weiter fortgeschritten ist als bei der anderen. Die beiden Dyaden liegen in einer achromatischen Spindel, die deutlich aus zwei Hälften zusammengesetzt ist. So bereitet sich also das Ei zur zweiten Reifungsteilung vor. Selbstverständlich stellt der in Fig. 12a und b abgebildete Fall nur einen unter vielen dar. Die Chromosomen der beiden Dyaden können auch andere Lagen gegeneinander einhalten. Während sie in dem abgebildeten Fall (a) in der Weise schief zueinander stehen, daß die Ebenen, die man durch jedes Paar (jede Dyade) legen kann, sich tief unten im Ei schneiden würden, können in einem anderen Fall die Ebenen auch parallel zueinander stehen oder nach außen konvergieren. Zu Fig. b bemerke ich noch, daß sie wieder bei drei verschiedenen Einstellungen gezeichnet ist. Bei oberflächlichster Einstellung ist das Richtungskörperchen gezeichnet, das sich gegen das Ei um 90° gedreht hat, eine Annahme, die sich daraus ergibt, daß die vier äußeren Chromosomen ursprünglich direkt über den inneren gelegen haben müssen; bei etwas tieferer Einstellung sind die Chromosomen der beiden Dyaden gezeichnet. Wie man im Richtungskörperchen zwei längere und zwei kürzere Chromosomen unterscheiden kann, so ist auch die eine Dyade aus längeren, die andere aus kürzeren Chromosomen zusammengesetzt. Das erste und vierte Chromosom der Figur sind etwas dunkler gehalten, weil sie oberflächlicher liegen als die beiden mittleren[1]). Bei ganz tiefer Einstellung ist das Spermatozoon zu sehen. Aus seinem Kern beginnen sich allmählich zwei Chromosomen herauszubilden; der Prozeß ist aber eben erst in den allerersten Anfängen zu sehen. Manchmal bekommt man den Eindruck, als nehme der Kern vor der Zweiteilung eine unregelmäßige Ringform mit exzentrisch gestellter Lichtung an. — Endlich erwähne ich noch, daß ich in meinen Notizen die Bemerkung finde, daß äußere und innere Chromosomen offenbar jede beliebige Lage zueinander einnehmen können, mit anderen Worten, daß sich das Richtungskörperchen, nachdem es sich vom Ei losgelöst hat, in jeder beliebigen Richtung drehen kann. Aber auch die Chromosomen der im Ei zurückgebliebenen Dyaden

[1]) Kommt in der Lithographie nicht zur Geltung.

scheinen jede beliebige Lage einnehmen zu können, also z. B. innerhalb des ersten Richtungskörperchens oder aber innerhalb des Eies: ⌣⌢)(oder ⌣⌢ ⌣⌢ und dergleichen.

Bevor ich nun daran gehe, aus meinen Beobachtungen eine Hypothese der Reifung des Eies von Ascaris abzuleiten und diese Hypothese durch ein Schema zu erläutern, will ich kurz meine Ansichten über die Beteiligung des Protoplasmas des Spermatozoons an der Befruchtung sagen. Wie wir gesehen haben, hat van Beneden ursprünglich (1884) ausdrücklich betont, daß sich kein zwingender Beweis gegen die Annahme vorbringen lasse, daß nicht auch das Protoplasma des Spermatozoons in wesentlicher Weise an der Befruchtung beteiligt sei. Diese Ansicht hat er aber im Jahre 1887 fallen lassen und die Überzeugung ausgesprochen, daß das Protoplasma des Spermatozoons für die Befruchtung bedeutungslos sei. Ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich annehme, daß sich van Beneden durch die mittlerweile (1884) nahezu gleichzeitig und völlig unabhängig voneinander von O. Hertwig, Strasburger und Kölliker ausgesprochene Ansicht leiten ließ, daß man einzig und allein in der chromatischen Substanz der beiden Geschlechtskerne die „Vererbungssubstanz" oder „Erbmasse" zu erblicken habe, eine Ansicht, die bekanntlich von O. Hertwig auch heute noch mit großer Entschiedenheit vertreten wird. Nun bereitet sich aber, wenn nicht alles trügt, ein Umschwung in diesen Ansichten vor; die neueren Untersuchungen drängen immer mehr zu der Ansicht hin, daß ebenso wie bestimmt geformte Bestandteile des Kerns (die Chromosomen), auch bestimmt geformte Bestandteile des Protoplasmas für die Befruchtung notwendig und unentbehrlich sind. Wie man diese geformten Protoplasmabestandteile nennen will, ist im Grunde gleichgültig. Der Botaniker Hanstein hat sie als Mikrosomen[1]) bezeichnet, und diesen Ausdruck hat dann später zunächst van Beneden und nach ihm Retzius für die gleichen Gebilde übernommen. Retzius ist noch unlängst mit großer Wärme für die allgemeine Annahme dieses Ausdruckes eingetreten, gegen welchen sich nur einwenden läßt, daß er ebensogut auf kleinste geformte Teile des Kerns, wie auf solche des Protoplasmas anwendbar ist. Bekanntlich wurde schon vor langer Zeit aus allgemeinen Gründen, also mehr von

---

[1]) Diese Mikrosomen Hansteins sind etwas ganz anderes als die Mikrosomen Strasburgers; vgl. darüber meine erste Arbeit über Zellteilung aus dem Jahre 1884.

theoretischer Seite, auf die Wahrscheinlichkeit einer Beteiligung des Protoplasmas an der Befruchtung hingewiesen. Unter anderem ist dies von Verworn und auch von mir gelegentlich geschehen. Mehr aber als solche theoretische Betrachtungen fallen die direkten Beobachtungen ins Gewicht, welche darüber vorliegen. Ich erinnere vor allem an die schönen Untersuchungen von v. Kostanecki und Wierzejski über das Verhalten der achromatischen Substanzen im befruchteten Ei von Physa fontinalis, einem Süßwasserpulmonaten (1896), durch welche auf die Bedeutung des durch das Mittelstück des Spermatozoons eingeführten Protoplasmas hingewiesen wurde. Von den Arbeiten der neuesten Zeit hebe ich, ohne auch nur im geringsten auf Vollständigkeit Anspruch zu machen, die Untersuchungen von Meves und Held hervor. Wenn auch deren Resultate keineswegs miteinander übereinstimmen, so weisen sie doch darauf hin, daß gewissen geformten Bestandteilen des Protoplasmas bei der Befruchtung eine wichtige Rolle zugesprochen werden muß. Ich habe die schönen Präparate Helds über die Befruchtung von Ascaris selbst gesehen und glaubte, als sie noch frisch waren und die Farbenunterschiede der zwei Arten von Körnern (Plasmosomen Held) noch gut erkennen ließen, die vom Spermatozoon eingeführten Plasmosomen von den schon von früher her im Ei vorhandenen unterscheiden zu können. Daher halte ich es auch für wahrscheinlich, daß diesen Plasmosomen bei der Befruchtung eine wichtige Rolle (im Sinne Helds) zugeschrieben werden muß. Ob und in welcher Weise sich die Ergebnisse von Meves mit diesen Ergebnissen Helds werden in Einklang bringen lassen, müssen erst weitere Untersuchungen zeigen. Solche scheinen mir auch hinsichtlich der bekannten Ergebnisse Meves' über das Verhalten des Mittelstückes des Echinidenspermatozoons bei der Befruchtung (1812) notwendig. Jedenfalls ist es verfrüht, jetzt schon ein bestimmtes Urteil darüber abzugeben; und so kurzer Hand, wie dies von O. Hertwig in der neuesten Auflage seiner allgemeinen Biologie geschehen ist, ist die Frage sicher nicht zu entscheiden[1]).

---

[1]) Welchem Teil eines Spermatozoons von Ascaris entspricht das sogenannte Mittelstück eines Echinidenspermatozoons? Letzteres enthält wohl sicher nicht das Centrosoma, wie man eine Zeitlang glaubte. Mit voller Sicherheit geht dies aus den schönen Beobachtungen von Retzius (Biol. Untersuchungen 1812, XV) und Meves (Arch. f. mikr. Anat. 1912) hervor. Man vgl. namentlich die Fig. 10 u. 12 der Tafel III von Retzius,

Ich habe dies vorausgeschickt, weil ich, geradeso wie die zuletzt genannten Forscher, der Ansicht bin, daß zur Befruchtung bestimmt geformte Teile des Protoplasmas ebenso notwendig sind wie die Chromosomen. Gerade eine Form wie Ascaris, bei welcher die Menge des Protoplasmas des Spermatozoons und vor allem auch die der geformten Teile desselben eine so beträchtliche ist, muß von Anfang an die Vermutung wachrufen, daß das Protoplasma für die Befruchtung zum mindesten nicht bedeutungslos sei.

Meinem Schema (Textfig. 4) ist, wie gesagt, die Eireifung von Ascaris zugrunde gelegt. Fig. a soll eine Oogonie vorstellen. Von den vier Chromosomen sind zwei länger, zwei kürzer; zwei sind väterlichen, zwei mütterlichen Ursprungs. Wie schon früher hervorgehoben, hat schon van Beneden gefunden, daß von den Chromosomen der beiden Vorkerne in der Regel das eine länger ist als das andere. Da eine Oogonie ein Hermaphrodit ist, muß sie zwei lange und zwei kurze Chromosomen enthalten. Die im Schema rot gefärbten Chromosomen sollen vom väterlichen oder männlichen Vorkern stammen, die schwarz gefärbten vom mütterlichen oder weiblichen. Die Membran des Keimbläschens ist noch vollkommen erhalten. Im Protoplasma sind rote und schwarze Körner gezeichnet, Mikrosomen nach van Beneden und Retzius oder Plasmosomen nach Held; die roten sollen väterlichen, die schwarzen mütterlichen Ur-

welche zeigen, daß das Mittelstück des Spermatozoons nicht im Zentrum der Spermastrahlung liegt. Könnte nicht vielleicht der Anfang des Schwanzes eines Echinidenspermatozoons dem Hals plus Verbindungsstück eines Säugetierspermatozoons entsprechen? Dabei bleibt aber immer noch die Frage offen: was ist das sogenannte Mittelstück des Spermatozoons eines Echiniden, und was hat es für eine Bedeutung? Die Bedeutung, die man ihm früher zuschrieb, hat es gewiß nicht; auch nicht die, die Meves vermutete. — Die Spiralhülle des Verbindungsstückes eines Säugetierspermatozoons entsteht bekanntlich nach Brunn und Benda (neuerdings durch Duesberg bestätigt) aus der Aneinanderreihung oder Verschmelzung kleiner protoplasmatischer Körner (Brunnscher Körner oder Mitochondrien von Benda). Wenn dieses Stück bei der Befruchtung mit verwendet wird, so gelangen durch dasselbe bestimmt geformte Gebilde des Protoplasmas, die man mit dem allgemeinen von Arnold gebrauchten Namen Plasmosomen bezeichnen kann, in das Ei. Existiert nun an der Schwanzwurzel eines Echinidenspermatozoons etwas, was mit diesen zwei Abschnitten eines Säugetierspermatozoons verglichen werden kann und vor allem: existiert ein Homologon des Spiralfadens des Verbindungsstückes?

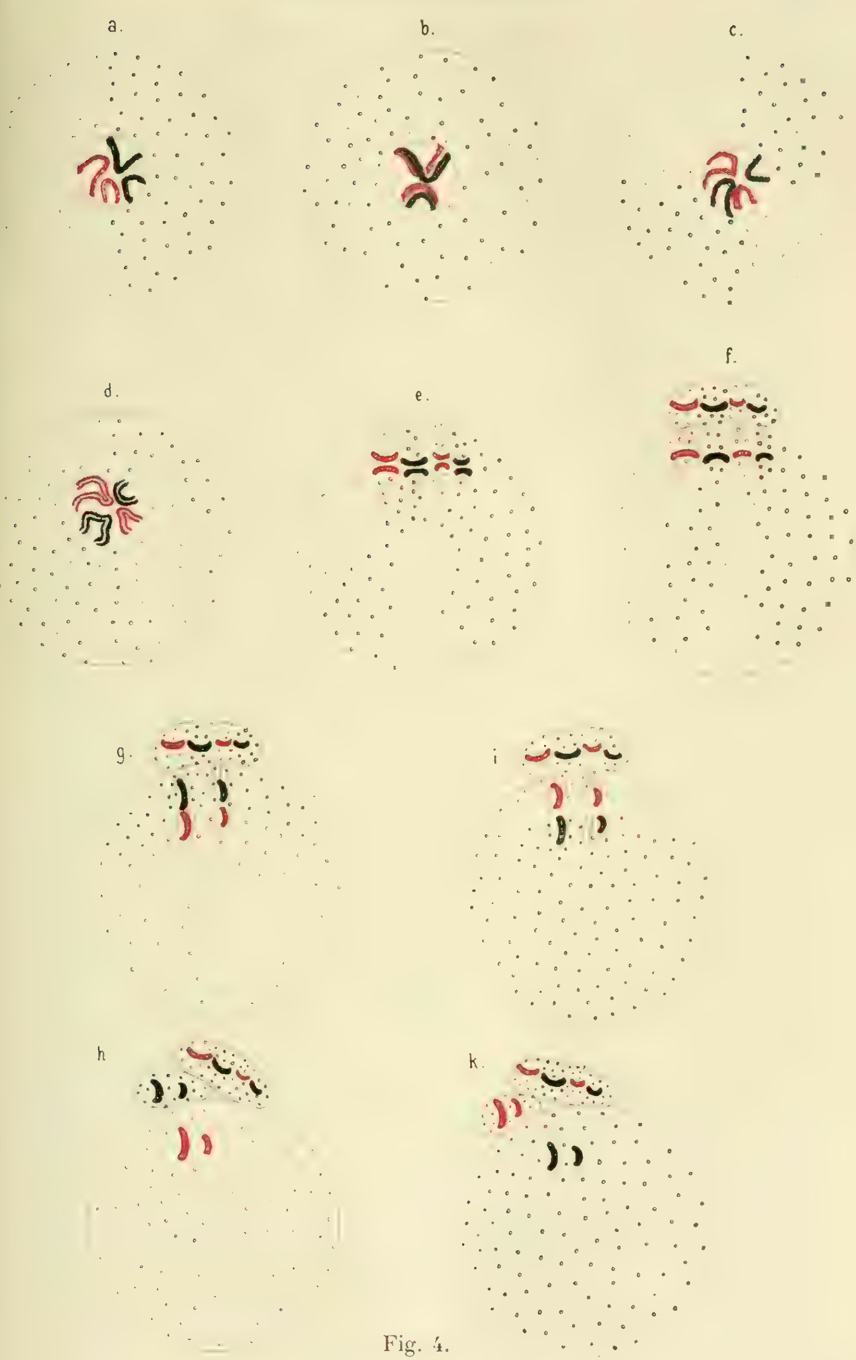


Fig. 4.

sprungs sein. Damit soll keineswegs zum Ausdruck gebracht werden, daß es außer den Chromosomen und Plasmosomen nicht noch andere geformte Teile im Kern und Protoplasma geben könne, die für die Befruchtung von Bedeutung sind. Eine Oogonie ist also, um mit van Beneden zu sprechen, ein Hermaphrodit, und zwar nicht bloß mit Rücksicht auf das Keimbläschen, sondern auch mit Rücksicht auf das Protoplasma. Die zwei langen Chromosomen sind einander homolog und ebenso die zwei kurzen. Vielleicht ist das eine der beiden langen Chromosomen — und zwar das männliche — von Hause aus etwas länger als das andere. — Fig. b zeigt uns die Konjugation der homologen Chromosomen. Infolge derselben enthält jetzt das Keimbläschen nur zwei grobe chromatische Massen, von denen die eine erheblich größer zu sein pflegt als die andere. Was diese so oft behauptete und wieder bestrittene Konjugation oder Synapsis für eine Bedeutung hat, wissen wir nicht; vielleicht dürfen wir annehmen, daß während derselben eine gegenseitige Einwirkung der homologen Chromosomen aufeinander stattfindet. Jedenfalls glaube ich die Bilder, die ich beobachtet und von denen ich einige wenige früher beschrieben habe, nicht anders als im Sinne einer Konjugation deuten zu dürfen[1]). Ob während der Konjugation der Chromosomen auch eine Konjugation der Plasmosomen des Protoplasmas stattfindet, muß dahingestellt bleiben. — Fig. c. Wie schon erwähnt, trennen sich einige Zeit nach der Konjugation die Chromosomen wieder voneinander, so daß wieder vier Chromosomen, zwei lange und zwei kurze, zu unterscheiden sind. Dieses Stadium ist sicher nur von sehr kurzer Dauer; nur so ist es zu verstehen, daß man es so ungemein selten zu Gesicht bekommt. — Um so länger dauert das nun folgende Stadium, das Stadium des aus vier Fadenpaaren bestehenden Fadenknäuels (d). Lange und kurze Chromosomen haben sich der Länge nach gespalten, sind aber in paralleler Lage zueinander geblieben. Die zu vier Paaren zusammengeordneten sekundären Chromosomen sind ungemein in die Länge gewachsen, dabei aber sehr dünn geworden und zeigen zugleich die typische Anordnung der Chromosomen eines Mutter- oder Tochterknäuels einer gewöhnlichen Gewebsmitose, d. h. sie lassen ein deutliches Polfeld erkennen. — Nun verkürzen und verdicken sich die acht Schleifen sehr bedeutend, und aus den langen

---

[1]) Der Ausdruck Synapsis wurde zuerst von Moore gebraucht.

dünnen Fäden mit den zahlreichen Windungen werden acht kurze, dicke, leicht bogenförmig gekrümmte Stäbchen. Diese ordnen sich so zueinander, wie sonst die Tochterschleifen einer Mitose, mit anderen Worten, die eine Spalthälfte sieht nach dem einen, die andere nach dem anderen Pol der Spindel, wenn dieser Ausdruck der Kürze halber hier gebraucht werden darf. Es ist dabei wichtig, daß stets die homologen Faden- oder Stäbchenpaare eine Tetrade bilden und daß dabei von den männlichen Schleifenhälften die eine nach dem einen, die andere nach dem anderen Pol sieht, nie aber beide männlichen (und dasselbe gilt von den weiblichen Schleifenhälften) nach einem und demselben Pol. Wir haben dies aus dem Verhalten eines häufig bei Ascaris zur Beobachtung kommenden, durch besondere Länge ausgezeichneten Fadenpaares geschlossen.

Fig. f. Bei der Bildung des ersten Richtungskörperchens weichen nun die chromatischen Stäbchen auseinander. Ins erste Richtungskörperchen treten ein langes männliches und ein langes weibliches und ebenso ein kurzes männliches und ein kurzes weibliches Stäbchen ein. Die gleiche Kombination von Chromosomen bleibt im Ei zurück. Ei und Richtungskörperchen zeigen also jetzt denselben chromatischen Bestand wie eine Oogonie: zwei einander homologe lange und zwei einander homologe kurze Chromosomen. Jedes Paar homologer Chromosomen stellt eine Dyade dar; das Ei enthält also eine Dyade von langen und eine zweite von kurzen Stäbchen.

Nun erfolgt, wie man seit van Beneden weiß und wie seither oft bestätigt worden ist, eine Umlagerung der Chromosomen der Dyaden, die aber, wie oben ausführlich auseinandergesetzt wurde, mit einer Metakinese einer typischen Mitose absolut nichts gemein hat. Jede Dyade stellt sich senkrecht zur Oberfläche des Eies. Und nun nehme ich im Gegensatz zu Boveri und den meisten Forschern, die über diesen Gegenstand gearbeitet haben, an, daß die Umlagerung stets so erfolgt, daß entweder alle männlichen oder aber alle weiblichen Chromosomen an das zweite Richtungskörperchen abgegeben werden, daß also im Ei selbst entweder nur die weiblichen oder nur die männlichen zurückbleiben. Die Fig. g und h zeigen ein Ei, das bei der zweiten Richtungsteilung die weiblichen Chromosomen an das Richtungskörperchen abgibt, die männlichen (roten) dagegen zurückbehält. Die Fig. i und k illustrieren den zweiten Fall: Es werden bei der zweiten Richtungsteilung die männlichen Chromosomen abgestoßen, und im Ei bleiben lediglich die weiblichen

zurück. Was nun das Verhalten der Mikro- oder Plasmosomen betrifft, so ist ihr Verhalten aus den Figuren ohne weiteres verständlich: die männlichen Plasmosomen folgen stets den männlichen Chromosomen, die weiblichen den weiblichen. Das in h abgebildete reife Ei ist also sowohl in Beziehung auf seine Chromosomen als in Beziehung auf seine Plasmosomen rein männlich (rot), das in k abgebildete rein weiblich (schwarz). — In ganz derselben Weise wird natürlich auch die Reifung der Spermatozoen verlaufen, und wir werden ebenso wie zwei Arten von Eiern (man denke z. B. an Dinophilus) auch zwei Arten von Spermatozoen (man vergegenwärtige sich namentlich die von Wilson beschriebenen Fälle bei den Hemipteren) bekommen. Männliche und weibliche Eier werden in ungefähr gleicher Zahl vorhanden sein, und das gleiche wird auch von den Spermatozoen gelten.

Bekanntlich hat schon vor langer Zeit Weismann von theoretischen Gesichtspunkten aus die erste Reifungsteilung als Äquations-, die zweite als Reduktionsteilung bezeichnet. Die diesen Bezeichnungen zugrunde liegende Hypothese ist gewiß insofern richtig, als die erste Teilung trotz ihrer keineswegs gering anzuschlagenden Besonderheiten im Prinzip mit einer gewöhnlichen Mitose zu vergleichen ist, während die zweite Teilung schon dadurch, daß ihr keine Spaltung der chromatischen Elemente vorausgeht, von einer solchen wesentlich abweicht. Freilich ist zu bedenken, daß die erste Teilung nur insofern als Äquationsteilung zu bezeichnen ist, als die chromatischen Elemente in Betracht kommen, dagegen sicher nicht mit Rücksicht auf die Teilung des Protoplasmas. Es werden zwar nach unserer Annahme bei der ersten Richtungsteilung (ebenso wie auch bei der zweiten) Mikrosomen oder Plasmosomen ausgestoßen, aber es bleiben doch sicher im Ei Substanzen zurück, die während der Wachstumsperiode des Eies im Protoplasma aus der Wechselwirkung zwischen den Substanzen des Kerns und des Protoplasmas entstanden sind und in streng gesetzmäßiger Beziehung zu den später nach der Befruchtung entstehenden organbildenden Substanzen (organforming substances Conklin) stehen. Insofern diese Substanzen bei der Richtungsteilung im Protoplasma des Eies zurückbleiben und also nicht in das erste Richtungskörperchen eintreten, ist die Teilung keine Äquationsteilung. Die erste Richtungsteilung ist also nur Äquationsteilung in Beziehung auf den Kern und die Plasmosomen. Sie ist schon aus dem Grunde notwendig, weil

während der Wachstumsperiode der Oocyten und ebenso der Spermatocyten, wie während der Wachstumsperiode einer jeden Zelle, die chromatische Substanz aufs Doppelte angewachsen ist; die Reduktionsteilung dagegen ist notwendig, weil, wie mit Recht allgemein hervorgehoben wird, sonst die wesentlichen Bestandteile der Zelle eine Summation ins Ungemessene erfahren müßten.

Ich brauche kaum zu erwähnen, daß die von mir vorgetragene Hypothese der Reifung der Geschlechtszellen schon dadurch sehr wesentlich von derjenigen Boveris abweicht, als nach ihr nicht bloß die Chromosomen, sondern auch bestimmt geformte Teile des Protoplasmas (Mikrosomen oder Plasmosomen) bei der Reifung eine wichtige Rolle spielen. Außerdem bestehen noch andere Unterschiede. Einer der wichtigsten betrifft die zweite Reifungsteilung. Boveris Auffassung stimmt zwar mit meiner insofern überein, als er ebenso wie ich eine Umlagerung der Chromosomen der Dyaden annimmt, ein Vorgang, der bekanntlich schon aus den Beobachtungen van Benedens zu entnehmen war und der seither oft beschrieben wurde; aber sie weicht insofern von ihr ab, als er es für unwahrscheinlich hält, daß während der zweiten Reifungsteilung eine reinliche Scheidung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen, wie sie eigentlich auch schon van Beneden annahm, erfolgt; es sei, meint er, viel wahrscheinlicher, daß die verschiedensten Kombinationen der elterlichen Elemente in den einzelnen Geschlechtszellen verwirklicht werden (S. 75 Ergebnisse usw., 1904). Boveri hat aber zweierlei nicht bedacht. Erstens ist es doch immerhin möglich, daß während der Synapsis, wenn wir auch gestehen müssen, daß uns ihre Bedeutung nicht näher bekannt ist, eine Einwirkung der homologen Chromosomen aufeinander stattfindet, wie dies oben erwähnt wurde; und zweitens scheint Boveri übersehen zu haben, daß jedes Chromosom eine lange Geschichte hinter sich hat. Wir dürfen doch wohl nicht annehmen, daß ein ganz bestimmtes Chromosom in tausend und aber tausend Eiern immer genau die gleiche Zusammensetzung, genau den gleichen Bau in morphologischem und chemischem Sinne hat, daß also z. B. das lange mütterliche Chromosom einer Oogonie einer Ascaris in allen Eiern eines Weibchens absolut identisch ist. Es werden wohl individuelle Unterschiede zwischen den einander entsprechenden Chromosomen der einzelnen Eier vorhanden sein oder, um mit Fick zu sprechen, es wird sicherlich kleine, aber dennoch nicht unwichtige Unterschiede zwischen den

Individualplasmen der einander entsprechenden Chromosomen geben.

Nach dem Gesagten findet bei Ascaris die Reduktion erst bei der zweiten Reifungsteilung statt. Ich halte es für durchaus möglich, daß dies auch sonst bei den Reifungsteilungen stets der Fall ist, daß es also eine sogenannte Präreduktionsteilung nicht gibt. Alle Angaben, die eine solche behaupten, scheinen mir im höchsten Grade revisionsbedürftig zu sein. Vorgänge von so prinzipieller Bedeutung, wie sie die Reifungsteilungen sind, können zwar in unwesentlichen Einzelheiten voneinander abweichen, wie wir ja individuelle Schwankungen auch bei Ascaris keineswegs selten antreffen, aber im Prinzip müssen sie immer und überall gleich verlaufen. Das, was die Lektüre der übergroßen Mehrzahl der Arbeiten über die Reifung der Geschlechtsprodukte so unerquicklich macht, ist ihre Direktionslosigkeit, der Mangel an einer klaren Fragestellung und das ziellose Tasten.

Daß die hier vorgetragene Auffassung der Reifung auch sehr wesentlich die Auffassung der Befruchtungsvorgänge beeinflußt, braucht kaum erst hervorgehoben zu werden. Wohl hauptsächlich unter dem Einfluß der schönen Wilsonschen Chromosomenstudien wird jetzt oft die Ansicht vertreten, daß der geschlechtsbestimmende Faktor einzig und allein im Spermatozoon zu suchen sei. Ich halte eine solche, ganz extreme Ansicht für unrichtig; sie wird, wie mir scheint, am schlagendsten durch Fälle widerlegt, in welchen es zweierlei verschiedene Eier gibt; das bekannteste Beispiel hierfür ist Dinophilus. Es kann wohl keinem Zweifel unterworfen werden, daß hier die großen Eier immer und unter allen Umständen Weibchen, die kleinen immer Männchen liefern müssen; vielleicht können die großen „weiblichen“ Eier nur von weiblichen, die kleinen, männlichen nur von männlichen Spermatozoon befruchtet werden. Jedenfalls werden wir, bevor wir ein bestimmtes Urteil fällen, noch weitere Untersuchungen abwarten müssen. Gerade die Erfahrungen in dieser Frage, der Frage nach den geschlechtsbestimmenden Ursachen, sollten uns vorsichtig machen. Oft schon schien es, als sei die Frage gelöst oder nahezu gelöst, und dann kam wieder eine gewaltige Ernüchterung.

Es wäre ein leichtes, zu zeigen, daß die, auf die hier vorgetragene Ansicht der Reifung gegründete Hypothese der Befruchtung mit den Ergebnissen der sogenannten Mendelforschung in vollem Ein-

klang steht. Vor allem fügen sich die Mendelschen Gesetze oder Mendelschen Regeln mit Leichtigkeit dieser Auffassung. Aber auch die „Presence- and Absence-theory“ und die Faktorenhypothese Batesons fügen sich ohne Schwierigkeit in den Rahmen unserer Betrachtung. Wir müssen doch wohl annehmen, daß jedes Chromosom eine mehr oder weniger große — vielleicht sogar eine sehr große — Zahl von Erbeinheiten repräsentiert[1]). Die homologen Chromosomen repräsentieren Komplexe artgleicher, aber individuell verschiedener Erbeinheiten. Die genannten Theorien nun verlangen die Annahme, daß eine bestimmte Erbeinheit in dem einen Chromosom enthalten ist, in seinem homologen Partner aber fehlt[2]). Es würde mich aber zu weit führen, hier näher auf diese ungemein wichtigen und interessanten Fragen einzugehen.

II. Kapitel.

Arbeiten über Gregarinen.

In den Jahren 1869 bis 1872 erschienen drei Arbeiten van Benedens über den Bau und die Entwicklung der Gregarinen. Ich möchte ihnen nicht bloß deshalb eine kurze Besprechung widmen, weil sie zu den Jugendarbeiten van Benedens zählen und auf dessen Entwicklungsgang ein helles Licht werfen, sondern weil ich der Ansicht bin, daß die von van Beneden entdeckte und beschriebene Form sich vielleicht zur Untersuchung gewisser Details des Baues und der Entwicklung einzelliger Organismen besonders eignen dürfte. Die von van Beneden im Dünndarm des Hummers gefundene Art zeichnet sich nämlich durch ihre ganz außerordentliche Größe (sie kann eine Länge von 16 mm erreichen) aus; van Beneden gab ihr daher auch den Namen Gregarina gigantea. Er hob hervor, daß dies der größte einzellige Organismus, ja die größte einfache Zelle sei, die bis dahin bekannt war. Seine Beobachtungen über die Ver-

---

[1]) Unter einer Erbeinheit werden wir stets ein materielles oder substantielles Teilchen zu verstehen haben.

[2]) Wer einen Substanzaustausch der homologen Chromosomen während der Synapsis für unwahrscheinlich hält, hat in der Annahme wechselnder Dominanz der Erbeinheiten der beiden Gameten eine Möglichkeit zur Erklärung oder zum Verständnis der Mischung der elterlichen Charaktere in den Nachkommen. Mir selbst erscheint der letztere Erklärungsversuch wahrscheinlicher als der erstere.

änderungen des Kerns, namentlich über das Verschwinden und Wiederauftreten der Nucleolen, sind auch heute noch von Interesse, und es würde sich empfehlen, diese Erscheinungen mit unseren jetzigen Hilfsmitteln zu untersuchen und festzustellen, inwieweit sie von äußeren Einflüssen oder inneren Vorgängen abhängig sind. Vielleicht würde sich auch diese Form gerade durch ihre Größe zu experimentellen Untersuchungen eignen.

Van Beneden beschrieb dann auch noch encystierte Gregarinen aus dem Dickdarm des Hummers.

In der zweiten Abhandlung versuchte er, die Entwicklung der aus den Sporen (Psorospermien) austretenden, jetzt sogenannten Sporozoiten bis zur Bildung der fertigen Gregarinen zu schildern. Wenn er sich auch der Auffassung Haeckels, daß man in den Gregarinen durch Parasitismus rückgebildete Amoeben zu erblicken habe, nicht anschloß, so stand doch die ganze Untersuchung zweifellos unter dem Einfluß der Lehren Haeckels. So glaubte er z. B., daß die Gregarinen zuerst ein Monerenstadium durchlaufen, daß sie von Gymnocytoden zu Lepocytoden werden, und daß sich dann in diesen zunächst ein Nucleolus und um diesen herum ein Kern bilde. Dieser ganze Prozeß beruhe auf einer chemischen Differenzierung.

Viel wichtiger aber als die beiden ersten Abhandlungen ist die dritte, die sich mit dem feineren Bau der von ihm entdeckten Gregarinenart beschäftigt. Ich hebe aus ihr hervor, daß van Beneden unter der Cuticula eine bis dahin übersehene durchsichtige Schicht entdeckte, in der quer verlaufende Muskelfibrillen vorhanden sind, die van Beneden mit Recht mit den Myophanen der Infusorien vergleicht. Den Schluß bilden — auch heute noch zu Recht bestehende — allgemeine Betrachtungen über die Organisation dieser einzelligen Organismen, die trotz ihrer weitgehenden Differenzierung doch den Charakter einer einfachen Zelle bewahren. — Es läßt sich nicht leugnen, daß diese Arbeit wesentlich dazu beigetragen hat, die Ansicht zu befestigen, daß auch ein einzelliger Organismus nach verschiedenen Richtungen hin, den an ihn gestellten Anforderungen entsprechend, eine weitgehende Differenzierung erfahren kann. Zur Zeit, als van Beneden seine Untersuchungen veröffentlichte, war noch ziemlich allgemein die Ansicht verbreitet, daß ein einzelliger Organismus keine höheren Grade von Komplikation des Baues erfahren kann.

III. Kapitel.

Arbeiten über die Dicyemiden.

Im Jahre 1876 erschien van Benedens erste Arbeit über die Dicyemiden. Die älteren Zoologen und Anatomen erinnern sich noch des großen und berechtigten Aufsehens, das diese Arbeit hervorrief. Van Beneden stand damals ganz im Banne der Keimblättertheorie, die zu jener Zeit, wohl hauptsächlich infolge ihrer Anwendung auf die Wirbellosen und der Arbeiten Haeckels und Ray Lankesters, die größten Triumphe feierte. Wheeler sprach später einmal in einer Arbeit über die Lebensgeschichte der Dicyemiden (Zool. Anz., 22. Bd., 1899) von jener Zeit geradezu als von den „days of germ-layer cult". Van Beneden glaubte in den Dicyemiden eine Tiergruppe gefunden zu haben, die zwischen den beiden Hauptstämmen des Tierreiches, den Protozoen und Metazoen, in der Mitte stünde, und er nannte diese Tiergruppe oder diesen Tierstamm daher Mesozoen. Er charakterisierte die Mesozoen als mehrzellige Tiere, deren Körper lediglich aus Ektoderm und Entoderm bestehe, und bei denen es weder zur Bildung eines Mesoderms noch einer Leibeshöhle komme; die Entwicklung erfolge unter Bildung einer epibolischen Gastrula, deren Blastoporus sich später schließe.

Man muß, um die Arbeit richtig würdigen zu können, bedenken, daß zu jener Zeit keine, auch den bescheidensten Ansprüchen genügende histologische Untersuchung dieser merkwürdigen, in der Niere der Cephalopoden parasitierenden Tiere vorlag. Denn obwohl sie 10 Jahre nach ihrer Entdeckung durch Krohn unter anderem von Kölliker (1849) genauer untersucht worden waren, wußte man von ihrem feineren Bau so gut wie nichts, und so konnte es kommen, daß sie noch kurz vor dem Erscheinen der Arbeit van Benedens Ray Lankester für durch Parasitismus degenerierte Würmer hielt, ähnlich wie sie auch später noch von Leuckart und Claus auf geschlechtsreif gewordene Trematodenlarven zurückzuführen gesucht wurden. — Es spricht für die außerordentliche Genauigkeit und Gewissenhaftigkeit der Arbeitsweise van Benedens, daß, soweit der histologische Bau unserer Tiere in Frage kommt, die späteren Untersuchungen Whitmans (Mitteilungen der zoologischen Station zu Neapel, 4. Bd., 1883), Wheelers (Zool. Anz., 22. Bd., 1889) und

Hartmanns (Mém. de l'Acad. de Belg. 1907), so interessante Details sie zu Tage gefördert haben, an den Hauptresultaten nichts oder nicht viel zu ändern vermochten. Diese sind so allgemein bekannt, daß es wohl überflüssig ist, darauf näher einzugehen. Nur so viel mag erwähnt sein, daß van Beneden zeigte, daß der Körper der Dicyemiden aus einer einfachen, äußeren Zellschicht und einer von dieser allseitig umschlossenen, großen, axialen oder zentralen Zelle zusammengesetzt ist. Die äußere Zellenschicht faßte er als Ektoderm auf und verglich sie mit dem Ektoderm der Metazoen, die axiale Zelle bezeichnete er als Entoderm und erblickte in ihr ein Homologon des Entoderms der Metazoen. Von dieser axialen Zelle zeigte er, daß sie gleichzeitig Keim- oder Eierstock (germigène) und Uterus sei. In ihr ließ er auf endogenem Wege die Keimzellen entstehen. Dabei war er anfangs der Ansicht, daß der Kern der jungen Eizelle eine neoplastische Bildung sei, d. h. daß er aus dem protoplasmatischen Gerüstwerk der axialen Zelle hervorgehe, ohne Beteiligung des Kerns dieser Zelle. Später aber, in seiner zweiten Arbeit über die Dicyemiden aus dem Jahre 1882, findet sich eine Stelle, die erkennen läßt, daß er selbst angefangen hatte, an der Richtigkeit dieser Deutung zu zweifeln. In der Beschreibung der Entwicklung der „nematogenen" Form von Conocyema heißt es nämlich: „Au stade 11 et dans l'embryon respresenté Fig. 13 la cellule endodermique paraît s'être divisée en trois dont une se distingue des deux autres par son noyau volumineux" (S. 206). Ich führe dies deshalb an, weil gegenwärtig meist gesagt wird, erst Whitman habe erklärt, daß es sich bei der Bildung der Keime nicht um eine neoplastische Entstehung der Zellkerne handle. Genauer wurde der Prozeß allerdings erst durch Whitman, namentlich aber durch Hartmann bekannt, welch letzterer durch seine Beobachtungen zu der Auffassung geführt wurde, daß es sich dabei um eine erbungleiche oder qualitativ verschiedene Teilung der axialen Zelle handle, eine Auffassung, über deren Berechtigung man, wie mir scheint, geteilter Meinung sein kann[1]).

[1]) Hartmann beschreibt eine heteropole Teilungsfigur und betont, daß die beiden Teilkerne verschiedener Größe seien; letzterer Umstand würde aber wohl richtiger als Zeichen von quantitativ ungleicher Teilung aufgefaßt werden können. Übrigens sind darüber, sowie über die Frage nach der Bedeutung der heteropolen Spindel meiner Ansicht nach noch weitere Untersuchungen abzuwarten.

Von ganz besonderem Interesse ist es, daß van Beneden bereits in seiner ersten Dicyemidenarbeit — allerdings nur ganz leise — eine Frage streifte, über deren Bedeutung heute, nach 36 Jahren, wohl niemand mehr im Zweifel sein kann. Sie betrifft die Zahl und Größe der Zellen eines Organismus von bestimmter Entwicklungshöhe. Van Beneden erwähnt, daß die Gesamtzahl der Zellen der Dicyemiden innerhalb einer und derselben Art wahrscheinlich konstant sei[2]). So findet er, daß sie bei Dicyema typus stets 26 betrage, wovon 25 auf das Ektoderm, eine auf das Entoderm entfallen; von den Zellen des Ektoderms sind 8 Polarzellen, 2 Parapolarzellen und 15 gewöhnliche Ektodermzellen. Der gleichen Zellenzahl begegne man bei Dicyemina; der Unterschied bestehe nur darin, daß hier 9 Polarzellen und 14 gewöhnliche Ektodermzellen vorhanden sind. Aber noch mehr: Van Beneden findet, daß schon bei ganz jungen Exemplaren von Dicyema typus, zur Zeit, wo sie als wurmförmige Embryonen die Entodermzelle des Muttertieres eben erst verlassen, genau dieselbe Zellenzahl den Körper aufbaue, wie beim entwickelten Tiere. Die ganze weitere, gewissermaßen „extrauterine" Entwicklung bestehe also ausschließlich in der progressiven Vergrößerung der Zellen, die den wurmförmigen Embryo im Augenblick seiner Geburt zusammensetzen. Wir glauben heute zu der Ansicht berechtigt zu sein, daß Zellenzahl und Zellengröße bei gegebener Organisationshöhe nicht unter ein bestimmtes Minimum herabsinken können, und es scheint, daß van Beneden in der Tat der Erste war, der auf die Konstanz dieser Faktoren aufmerksam gemacht hat, wenn er auch beim damaligen Stande der Kenntnisse die allgemeine Bedeutung dieser Tatsache noch nicht erfassen konnte.

Über die Entwicklung der Dicyemiden konnte van Beneden trotz vieler Bemühungen nicht ganz ins Klare kommen; jedoch enthalten seine Arbeiten auch hierüber sehr wertvolle und für die späteren Untersuchungen wichtige Aufschlüsse. Erst den Untersuchungen Wheelers, vor allem aber Hartmanns, war es vorbehalten, hierüber Klarheit zu verbreiten. Ohne darauf näher einzugehen, will ich nur erwähnen, daß Max Hartmann in seiner ausgezeichneten, von der Akademie der Wissenschaften in Brüssel gekrönten Preisarbeit über den Generationswechsel der Dicyemiden zu der Ansicht gekommen

[2]) Vgl. die im II. Teil erwähnten interessanten Arbeiten Martinis über die Zellenzahl der Nematoden.

ist, daß sich bei den Dicyemiden ein typischer primärer Generationswechsel findet, d. h. ein Wechsel zwischen Agamogonie und Gamogonie, und zwar jener Art von Gamogonie, die Hartmann als Heterogamogonie bezeichnet und die durch die Kopulation von Heterogameten (Makro- und Mikrogameten oder Eiern und Spermatozoen) charakterisiert ist.

Wie steht es nun heute mit der Auffassung van Benedens, daß die Dicyemiden als Vertreter eines zwischen den Protozoen und Metazoen stehenden Tierstammes anzusehen sind? In seiner ersten Arbeit stellte van Beneden folgendes System der Mesozoen auf:

Mésozoaires
- Gastraeades (?) — ....?
- Planulades (?) — ....?; Dicyemides.

In seiner zweiten Arbeit aus dem Jahre 1862, in der er zwei neue, mit den Dicyemiden verwandte Arten beschrieb, die er als Conocyema polymorpha und Microcyema vespa bezeichnete und zu der Familie der Heterocyemiden vereinigte, glaubte er folgendes System aufstellen zu dürfen:

Mésozoaires
- Orthonectida
- Rhombozoa
  - Dicyemida, mit Polkappe. Junge Weibchen wurmförmig. Laterale Warzen, zuweilen auch terminale Warzen.
  - Heterocyemida, ohne Polkappe. Junge Weibchen nicht wurmförmig. Ausschließlich terminale Warzen.

Zu dieser zweiten Einteilung muß erwähnt werden, daß fast gleichzeitig mit van Benedens zweiter Arbeit eine ausgezeichnete Arbeit seines damaligen Schülers Julin über die Orthonectiden erschienen war, in der die Organisation und Entwicklung dieser gleichfalls parasitierenden Tiere weit genauer, als dies bis dahin geschehen war, beschrieben wurden.

Van Beneden war der Ansicht, daß die Dicyemiden während ihrer individuellen Entwicklung eine epibolische Gastrula durchlaufen, deren Entoderm aus einer einzigen Zelle bestehe, und deren Blastoporus sich später schließe. Auf diesem Zustand bleibe das Tier nun auch später stehen. Nun hatte sich schon Metschnikoff in einer Arbeit über die Orthonectiden mit Entschiedenheit dagegen ausgesprochen, daß man in der großen axialen Zelle der Dicyemiden ein Entoderm erblicke; mit mehr Recht, meinte er, dürfe man diese Zelle mit dem Mesoderm der Metazoen vergleichen; sie habe nie

die Funktion eines Entoderms, sondern weit mehr die des Mesoderms. Hatschek dagegen (Lehrbuch 1888) vertrat die Auffassung, daß die Orthonectiden und Dicyemiden als Cnidarien anzusehen seien, die infolge ihres Parasitismus auf dem Planulastadium stehengeblieben seien, und er nannte sie daher Planuloidea. Dieser Ansicht schloß sich auch Grobben in seinem Lehrbuch (Claus-Grobben) an. Auch Lang hielt sie für Coelenteraten und ordnete sie in die Klasse der Gastraeaden ein, eine Auffassung, die in einer gewissen Beziehung mit der von van Beneden in seiner ersten Arbeit vertretenen übereinstimmt, von ihr aber insofern verschieden ist, als er die Gastraeaden nicht als Metazoen gelten ließ.

Im höchsten Grade interessant und für den heutigen Stand der Frage wichtig ist nun die Auffassung, zu der Hartmann durch seine schönen Untersuchungen gelangte. Während die meisten Autoren nach van Beneden die Ansicht vertreten haben, daß die Orthonectiden und Dicyemiden durch Parasitismus vereinfachte Metazoen sind, kommt die Auffassung Hartmanns im wesentlichen auf diejenige van Benedens hinaus. Nur ist er der Ansicht, daß der Keim, den van Beneden für eine epibolische Gastrula hielt, nicht als solche, sondern als Morula zu bezeichnen sei, da ja die große axiale Zelle ausschließlich als ungeschlechtliches Fortpflanzungsorgan fungiere und man sie daher als Agametangium bezeichnen könne. Wenn sie aber nicht als Entodermzelle bezeichnet werden dürfe, so dürfe man auch die sie umgebenden und sie einschließenden Zellen nicht als Ektoderm bezeichnen, sondern einfach als somatische Zellen. So faßt denn Hartmann die Orthonectiden und Dicyemiden zu der Gruppe der Moruloidea zusammen, die er für die Repräsentanten eines primitiven, zwischen den Protozoen und Metazoen stehenden Tierstammes, dem er den von van Beneden gewählten Namen Mesozoen gibt, betrachtet. So ist denn die Auffassung van Benedens, wenn auch in etwas modifizierter Form, wieder zur Geltung gelangt.

Meiner Ansicht nach kann der Streit, ob man zwei oder drei Tierstämme zu unterscheiden habe, kein allzu großes Interesse beanspruchen. Vielleicht kommt es doch im wesentlichen auf das gleiche hinaus, ob man einen Stamm der Mesozoen für die Dicyemiden errichtet oder ob man sie zu den Coelenteraten stellt und ihnen hier einen besonders tiefen Platz anweist. Jedenfalls verdient auch im zweiten Falle die Auffassung van Benedens volle Beachtung.

IV. Kapitel.

Arbeiten über die Ascidien.

Aus einer Reihe von Angaben, die sich in verschiedenen Arbeiten van Benedens zerstreut finden, läßt sich mit ziemlicher Sicherheit feststellen, wie und wodurch van Beneden auf dieses Arbeitsfeld geführt wurde. Im August und der ersten Hälfte September 1880 war er zusammen mit Ch. Julin in Leervik in Norwegen mit der Untersuchung der Entwicklung von Corella parallelogramma, einer einfachen Ascidie, beschäftigt. Eine der wichtigsten Tatsachen, die sich aus dieser Untersuchung ergaben, war die Feststellung, daß bei der genannten Ascidie die Furchung schon von ihrem ersten Anfang an eine strenge bilaterale Symmetrie zeigt. Van Beneden zog daraus den Schluß, daß auch schon die ungefurchte Eizelle einen bilateral symmetrischen Bau besitze. Wie ich nun aus einer Bemerkung in den früher besprochenen „Recherches sur la maturation de l'œuf" usw. vom Jahre 1884 schließen zu dürfen glaube, war van Beneden zu dieser Untersuchung — wenigstens zum Teil — durch meine Arbeiten über Molluskenentwicklung angeregt worden. Auf S. 287 der genannten Arbeit heißt es nämlich: „L'un des faits les plus intéressants qui ressortent de cette recherche (sc. über Corella), c'est que, dès les premières phases de la segmentation, l'on peut distinguer le plan médian, l'avant et l'arrière, la face dorsale et la face ventrale de la larve et par conséquent de l'animal futur. Dès les débuts du fractionnement l'embryon présente une symétrie bilatérale parfaite. Rabl et Hatschek avaient signalé déjà antérieurement des faits du même ordre chez d'autres animaux bilatéraux et tout récemment W. Roux et Rauber ont montré que chez les grenouilles aussi les axes du corps de l'adulte se dessinent dès le début de la segmentation[1])." Diese Worte sind im Jahre 1883 geschrieben; ich halte es aus ganz bestimmten Gründen nicht für überflüssig, sie den heutigen Forschern ins Gedächtnis zu rufen.

Die Untersuchungen an Corella hat van Beneden im Jahre 1880 ausgeführt. Von den zitierten Arbeiten stammen meine Mollusken-arbeiten aus den Jahren 1876 und 1879, die Arbeit Hatscheks über Teredo aus dem Jahre 1880 und die Arbeiten Roux' und Raubers

[1]) Nur hier gesperrt gedruckt.

aus dem Jahre 1883. Vor dem Jahre 1880, also vor dem Jahre, in welchem van Beneden seine Untersuchungen ausführte, waren also nur meine Arbeiten erschienen. In meiner Arbeit über die Entwicklung der Malermuschel (Unio pictorum) aus dem Jahre 1876 hatte ich, wohl als Erster, auf die Notwendigkeit hingewiesen, der Furchung größere Aufmerksamkeit zu schenken, als bis dahin geschehen war. Ganz im Gegensatz zu heute konnte man damals — und zwar bis in die Mitte der 70er Jahre — in sonst ganz guten entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten über die Furchung die Sätze lesen: „Die Furchung bietet nichts Besonderes" oder „sie verläuft in der gewöhnlichen Weise"; und doch wußte niemand, worin die „gewöhnliche Weise" eigentlich bestand[1]). In meiner Arbeit über Schneckenentwicklung (Entwicklung der Tellerschnecke) aus dem Jahre 1879 konnte ich zeigen, daß die äußere Körperform durch längere Zeit bilateral-symmetrisch ist, und daß diese Symmetrie erst später der für den Schneckenkörper so charakteristischen Dysdipleurie Platz macht; daß dagegen die Bedeutung der einzelnen Furchungskugeln, die sich allerdings nur aus der Beobachtung ihrer späteren Schicksale erschließen läßt, schon vom Zweizellenstadium, also schon vom Beginn der Furchung an, eine verschiedene ist.

Van Beneden war nun der Erste, der eine streng bilateral-symmetrische Furchung untersuchte; und so wie ich aus meinen Beobachtungen den Schluß gezogen hatte, daß schon im ungefurchten Schneckenei eine innere Asymmetrie (natürlich nur mit Rücksicht auf die erste Teilungsebene) angenommen werden müsse, eine Annahme, die später durch die experimentellen Untersuchungen Cramptons an Ilyanassa und Wilsons an Dentalium bestätigt wurde, so schloß van Beneden, daß schon das ungefurchte Ascidienei ein bilateral-symmetrisch gebauter Elementarorganismus sei. Von diesem Gedanken der bilateralen Symmetrie des Eies sind auch seine Betrachtungen über das Ei von Ascaris megalocephala getragen. Erst später, durch seine Untersuchungen über die feineren Vorgänge bei der Furchung des Ascariseies, wurde er auf den Gedanken geführt, nicht bloß das Ei, sondern jede Zelle des Körpers als einen bilateral-symmetrischen Organismus zu betrachten. Van Benedens Erörterungen über „Polarität" — dieser Ausdruck stammt von van Beneden und findet sich zuerst in den Recherches vom Jahre

[1]) Vgl. damit auch das im II. Teil über determinierte und nicht determinierte Furchung Gesagte.

1884 — und bilaterale Symmetrie führten mich auf den Gedanken, der Frage näherzutreten, ob und in welcher Weise die axialen Verhältnisse der Zelle für die Differenzierung derselben maßgebend sind. So entstanden meine Untersuchungen „Über die Prinzipien der Histologie", über die ich im Jahre 1889 in Berlin vorgetragen und dann später in den allgemeinen Kapiteln meiner Monographie „über den Bau und die Entwicklung der Linse" (1898—1900) berichtet habe. In der Tat war also van Beneden der Erste, der im vollen Bewußtsein der Wichtigkeit des Gegenstandes die Frage nach der Promorphologie der Zelle in Angriff nahm[1]). So nahmen denn die Untersuchungen über die Ascidien ihren Anfang mit einer Arbeit über die Furchung; aber die Arbeit erschien erst im Jahre 1884, nachdem schon im Jahre 1881 andere Mitteilungen über den Bau und die Entwicklung der Ascidien vorausgegangen waren. Die Untersuchungen über Furchung und Keimblätterbildung mußten im Jahre 1880 abgebrochen werden, da, wie van Beneden mitteilt, Mitte September in Leervik das Material plötzlich ausblieb. Die Larven starben, und neue Eier wurden nicht abgesetzt. Die Untersuchungen wurden abgebrochen, bevor die Entwicklung des Mesoderms klargestellt war. Im darauffolgenden Winter (1880/81) erschien nun die „Coelomtheorie" der Brüder Hertwig. Van Beneden schildert eingehend die Anregung, die er von ihr empfing, und wenn er ihr auch, wie es scheint, von Anfang an skeptisch gegenüberstand, so erkannte er doch unumwunden die außerordentliche Bedeutung an, welche sie besitzt und besessen hat.

Die Theorie hatte nun aber über die Stellung der Tunicaten keinen genügenden Aufschluß gegeben. Zwar stellten die Brüder

[1]) In dem ersten Hefte seines Lehrbuches der Zoologie aus dem Jahre 1888 hatte auch Hatschek über die „Polarität" der Zellen einige Beobachtungen und Betrachtungen angestellt, ohne aber den Versuch zu machen, den Gedanken van Benedens auf die Genese aller Gewebe anzuwenden und ihn folgerichtig durchzuführen. Obwohl ich damals an derselben Universität wie Hatschek tätig war, hatte ich von seinen Beobachtungen keine Kenntnis. Sein Lehrbuch hatte ich, wie ich leider gestehen muß, nicht gelesen. Später ist von verschiedenen Seiten gesagt worden, Hatschek und ich hätten ungefähr gleichzeitig den Gedanken der Polarität ausgesprochen; dazu ist nur zu bemerken, daß uns beiden van Beneden um reichlich vier Jahre zuvorgekommen ist. Für mich waren damals, wie gesagt, einzig und allein die Ideen van Benedens maßgebend, diejenigen Hatscheks kannte ich nicht.

Hertwig die Tunicaten zu den Enterocoeliern, aber dies geschah doch mit der größten Reserve (vgl. Hertwig S. 109). Van Beneden legte sich nun die Frage vor: Besitzen die Tunicaten ein typisches Mesenchym? Haben sie eine mit einem Enterocoel vergleichbare Leibeshöhle? Ist ihre Muskulatur in ihrem feineren Bau mehr mit der der Mollusken, also der typischen Pseudocoelier im Hertwigschen Sinne, oder mit der der typischen Enterocoelier zu vergleichen? Zahlreiche Tatsachen schienen dafür zu sprechen, daß die Tunicaten Pseudocoelier seien, und doch mußten sie nach den Untersuchungen Kowalevskys und v. Kupffers für nahe Verwandte der Wirbeltiere angesehen werden, die ihrerseits, wie die Entwicklung des Amphioxus gelehrt hatte, typische Enterocoelier sind, als welche sie schon von Hertwig und Balfour bezeichnet worden waren[1]). Es galt also in erster Linie die Entwicklung und weitere Differenzierung des Mesoderms der Ascidien zu untersuchen. So ging denn van Beneden im April 1881 nach Neapel, um an der zoologischen Station seine in Norwegen begonnenen Untersuchungen fortzusetzen. Die Schlüsse, zu denen er dabei gelangte, veröffentlichte er am 25. Juli 1881 in einer kleinen im Zoologischen Anzeiger erschienenen Mitteilung. Im Dezember desselben und im Januar des nächsten Jahres arbeitete Julin an der zoologischen Station über die Organisation und die Entwicklung einiger zusammengesetzter Ascidien und außerdem auch über Clavelina Rissoana. Die Frucht dieser Untersuchungen waren zwei Abhandlungen, die Julin bald darauf in den Archives de Biologie erscheinen ließ und die beide von dem eigentümlichen, von ihm als Hypophyse gedeuteten, dem Zentralnervensystem benachbarten Organ der Ascidien handelten. Daneben war Julin eifrig mit dem Sammeln und Konservieren eines überaus reichhaltigen und wertvollen anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Materials beschäftigt, das denn nun von 1882 an gemeinsam von van Beneden und Julin bearbeitet wurde. Außerdem diente ihnen ein großes, an der belgischen Küste im Laufe mehrerer Jahre gesammeltes Material zu ihren Untersuchungen.

Auf die kleine Mitteilung im Zoologischen Anzeiger und einen kurzen Aufsatz desselben Inhaltes in den Comptes rendus der Akademie der Wissenschaften in Paris folgte die schon erwähnte Arbeit

[1]) Die Bezeichnungen Enterocoel und Schizocoel stammen von Huxley, der sie zuerst in einem Aufsatz „On the Classification of the animal Kingdom" 1875 (Qu. Journ. Micr. Sc. 1875, 15. Vol.) gebraucht hatte.

über die Furchung; sodann kamen in rascher Folge eine Abhandlung über das Zentralnervensystem der Ascidien und eine weitere über die postembryonale Entwicklung von Phallusia. Die Hauptarbeit aber sind die „Recherches sur la morphologie des Tuniciers“ aus dem Jahre 1887, wenn sie auch in allgemein morphologischer und biologischer Beziehung der Arbeit über die Furchung kaum gleichgestellt werden können. Der letzte im Zoologischen Anzeiger erschienene Aufsatz über die Frage, ob die Tunicaten als degenerierte Fische aufzufassen sind, war durch eine Schrift A. Dohrns hervorgerufen.

Nach dieser orientierenden Übersicht über Zeit und Ort der Entstehung sowie über die Motive, die van Beneden zu seinen Untersuchungen veranlaßten, will ich genauer auf den Inhalt der einzelnen Arbeiten eingehen. Die erste im Zoologischen Anzeiger erschienene Abhandlung, die bald darauf in wörtlicher Übersetzung auch in den Comptes rendus erschien, trägt durchaus den Charakter einer vorläufigen Mitteilung, wenn sie auch nicht als solche bezeichnet war. Sie ist der Hauptsache nach wörtlich wieder abgedruckt in der Hauptarbeit über die Morphologie der Tunicaten aus dem Jahre 1887. Weggelassen ist nur der Schluß, der u. a. vom Ursprung des Perikards handelt. Aber gerade hierin unterscheiden sich die definitiven Mitteilungen sehr wesentlich von den beiden vorläufigen. Nach diesen soll das Perikard mesodermalen Ursprungs sein und infolgedessen wird es auch als Homologon des Herzens der Wirbeltiere betrachtet; nach den späteren Mitteilungen aber geht es, ebenso wie das sogenannte Epikard, aus dem Entoderm hervor und ist daher, wie dort ausführlich auseinandergesetzt wird, mit dem Perikard der Wirbeltiere ganz und gar nicht zu vergleichen. Die in den vorläufigen Mitteilungen vertretene Auffassung wird in der Hauptarbeit gar nicht mehr erwähnt. Auf die übrigen Angaben gehe ich hier nicht ein, da sie, wie gesagt, in der Hauptarbeit wiederholt werden und daher erst später zur Sprache kommen sollen. — Von ganz fundamentaler Bedeutung ist die kurze, nur 13 Seiten lange Arbeit über „Die Furchung und ihrer Beziehung zur Organisation der Larve“. Wie gesagt, wurden die Untersuchungen im Herbst 1880 in Leervik in Norwegen begonnen und später hauptsächlich an Clavelina Rissoana aus Neapel fortgesetzt. Schon die Mitteilung, daß sowohl bei Corella als bei Clavelina zwei verschiedene Arten von Eiern produziert werden, die sich durch ihre Farbe voneinander

unterscheiden, ist von Interesse. Bei Corella sind die einen Eier gelb, die anderen grau, bei Clavelina die einen purpurrot, die anderen gelblich. Dabei sind aber alle von einem und demselben Individuum produzierten Eier von derselben Farbe. — Die wichtigste Tatsache, die sich aus dem Studium der Furchung von Clavelina ergeben hat, war, daß in allen Stadien von allem Anfang an eine deutlich bilaterale Symmetrie erkennbar ist; die erste Furchungsebene entspricht genau der Medianebene des erwachsenen Tieres. Von den zwei ersten Blastomeren enthält die eine die Substanz, auf deren Kosten sich die rechte Körperhälfte bildet, die andere die Substanz, die zum Aufbau der linken Körperhälfte bestimmt ist. Die zweite Furchungsebene, die senkrecht auf der ersten steht, ist quer gerichtet; sie teilt jede der beiden ersten Blastomeren in eine vordere und hintere Hälfte. Die dritte Furchungsebene steht senkrecht auf den beiden ersten und teilt jede der vier ersten Blastomeren in eine dorsale und eine ventrale Portion; die ventrale ist kleiner als die dorsale. Von den nunmehr vorhandenen acht Furchungskugeln sind vier rein ektodermal; es sind dies die vier ventralen Zellen; die vier anderen oder dorsalen sind dagegen gemischt: sie lassen unter anderem auch noch neue ektodermale Zellen hervorgehen. Im Achtzellenstadium kann man also zwei vordere dorsale zwei hintere dorsale, zwei vordere ventrale und zwei hintere ventrale Zellen unterscheiden. Die Furchung schreitet dann stets in der Weise weiter, daß die bilaterale Symmetrie gewahrt bleibt; sie wird in dieser Arbeit bis zum Gastrulastadium beschrieben. Van Beneden und Julin ziehen aus ihren Beobachtungen vor allem den Schluß, daß schon im ungefurchten Ei zur Zeit, wo sich eben erst die erste karyokinetische Figur bildet, rechts und links, vorn und hinten und wahrscheinlich auch dorsal und ventral voneinander unterschieden werden können, daß also die bilaterale Symmetrie, die die spätere Larve charakterisiert, bereits im ungefurchten Ei vorhanden sein muß. Die beiden Forscher heben überdies hervor, daß sich das Ektoderm in mehreren aufeinanderfolgenden Stößen vom Entoderm trenne; die Trennung beginne im Achtzellenstadium und sei im Stadium von 44 Zellen beendigt. Sodann bilde sich zuerst eine Placula, wie sie damals Bütschli charakterisiert hatte, und diese gehe in eine Gastrula über.

Zu dieser Darstellung ist zunächst folgendes zu bemerken. Die Arbeit van Benedens und Julins war die erste, in der an einer durch

ungestörte bilaterale Symmetrie (Eudipleurie im Sinne Haeckels) ausgezeichneten Form die Furchung von ihrem Beginn bis zur völligen Sonderung der Keimblätter oder der Organanlagen Zelle für Zelle verfolgt worden war. Kurz zuvor (1879 und Nachtrag vom Jahre 1880) war das gleiche von mir bei einer Form geschehen, deren Symmetrie eine charakteristische Störung aufweist (Dysdipleurie). Wie später van Beneden auf Grund seiner Untersuchungsergebnisse annahm, daß schon im ungefurchten Ei der Ascidien die verschiedenen Keimsubstanzen oder, wie wir heute sagen, organbildenden Substanzen eine ganz bestimmte Lagebeziehung zueinander einhalten, so hatte ich schon zuvor für das Gastropodenei aus meinen Untersuchungen den Schluß gezogen, daß nicht bloß die Substanzen des Keimes eine bestimmte und durchaus gesetzmäßige Verteilung besitzen, sondern daß diese Verteilung schon von allem Anfang an eine sehr charakteristische Lage zeige. Die Untersuchungen über die Entwicklung der Ascidien, die damals vorlagen, vor allem die Arbeiten Kowalewskys und v. Kupffers, hatten, so prinzipiell wichtig sie auch sonst waren, die Furchung nicht genügend berücksichtigt. Es war also schon von diesem Gesichtspunkt aus die Arbeit van Benedens und Julins als ein großer Fortschritt zu begrüßen.

Indessen sollte sie nicht lange unangefochten bleiben. Es ist ungemein lehrreich, die Geschichte dieses Gegenstandes genauer zu verfolgen. Ich will dies schon aus dem Grunde tun, weil ich später, wenn ich von der Lokalisation der Organbezirke in der Area embryonalis der Säugetiere bzw. in der Keimscheibe der Amnioten überhaupt sprechen werde, auf diesen Gegenstand zurückkommen muß. — Zunächst erschien eine Arbeit O. Seeligers über die Entwicklung der sozialen Ascidien, die außer der Furchung und Keimblätterbildung auch die weitere Entwicklung von Clavelina zum Gegenstand hatte; Seeliger hatte zur Zeit, als er die Arbeit schrieb, von den Untersuchungen van Benedens und Julins keine Kenntnis. Seine Ergebnisse über den Verlauf der Furchung und über die Bedeutung der einzelnen Furchungszellen haben heute nur noch historisches Interesse. Zwar hatte auch er gefunden, daß die erste Furchungsebene der künftigen Medianebene entspricht, indessen hatte er, wie später Conklin zeigte, in den aufeinanderfolgenden Furchungsstadien nicht bloß vorn und hinten, sondern auch oben und unten und infolge-

dessen auch rechts und links verwechselt. — Nicht viel glücklicher war Samassa, dessen „Furchungssystem", das sich von dem van Benedens und Julins ebensosehr wie von dem Seeligers unterschied, später von Conklin gleichfalls als irrig zurückgewiesen wurde. In den Jahren 1895 und 1896 erschienen dann die wichtigen Untersuchungen W. E. Castles über die erste Entwicklung von Ciona intestinalis; sie waren in dem unter E. L. Marks Leitung stehenden vergleichend-zoologischen Laboratorium zu Cambridge, U. S. A., ausgeführt. Ebenso wie Samassa behauptete Castle, daß van Beneden und Julin in allen Stadien vor 44 Zellen dorsal und ventral miteinander verwechselt haben. Erst vom 44-Zellen-Stadium an hätten sie die Keime richtig orientiert. Dieser Angabe trat später Edwin G. Conklin mit aller Entschiedenheit entgegen; er hob hervor, daß Castles Schlußfolgerungen hinsichtlich der Bedeutung der Furchungskugeln seinen eigenen „diametrically opposed" seien. Castle habe zwar die Gastrula und die darauffolgenden Stadien richtig orientiert, dagegen alle vorhergehenden mit Ausnahme des 48- und 64-Zellen-Stadiums falsch. Dagegen bestätigte Conklin in allen wesentlichen Punkten die Angaben und Schlußfolgerungen van Benedens und Julins. Er sagt: „Van Beneden and Julin (1884) were the first to undertake to relate the early stages of development of the ascidian egg to the later stages. Their work was in fact one of the earliest and most admirable contributions to the subject of cell-lineage[1]). They followed the cleavage cell by cell, as far as the 44 cell stage and pointed out what they supposed to be the relations of each of these cells to the germ-layers. They determined the relations of the axes of the egg and early cleavage stages to those of the gastrula and larva and, for the first time in the history of embryology, established the fact, that the principal axes of the larva may be identified in the unsegmented egg" (l. c. S. 26). Zu dem letzten Satz bemerke ich, daß ich zwar nichts über die Stellung der Hauptachsen des dysdipleuren Schneckeneies gesagt, jedoch ausdrücklich hervorgeboben hatte, daß von den beiden ersten Furchungszellen bloß die eine „Mesodermpartikel" enthalte, die andere nicht. Der erste aber, der sich über die Lage der Achsen in einem streng dipleuren Ei geäußert hat, dürfte wohl Roux gewesen sein.

Conklin stellte seine Untersuchungen hauptsächlich an Cynthia, ferner an Ciona und Molgula an. Er sagt, daß es wenige

[1]) Von mir gesperrt.

Eier gebe, die so leicht zu orientieren seien, wie die der Ascidien. Alle Embryonalachsen seien schon am unsegmentierten Ei deutlich zu unterscheiden, und man habe in jedem Stadium der Entwicklung zahlreiche Merkmale, an denen man die verschiedenen Pole des Eies mit Sicherheit erkennen könne. Er hat mit der von ihm gewohnten und allbekannten Genauigkeit die Zellteilung bis in ein Stadium von 218 Zellen verfolgt. Wie wir sehen werden, sind seine Beobachtungen auch für die Deutung der Entwicklungsvorgänge der Wirbeltiere und ganz besonders der Amnioten von der allergrößten Bedeutung.

Zum Schlusse weise ich darauf hin, daß die Arbeit van Benedens über die Furchung der Ascidien auch noch eine Reihe wichtiger Angaben über die feineren Vorgänge bei der Zellteilung erhält, welche im ersten Kapitel dieser Abhandlung besprochen wurden. Alles in allem ist diese Arbeit trotz oder vielleicht gerade auch in Anbetracht ihrer Kürze den klassischen Schriften über Biologie zuzurechnen[1]).

In demselben Jahre (1884) erschien die wichtige Arbeit van Benedens und Julins über das Zentralnervensystem der Ascidien. Sie hatte die Aufgabe, zu zeigen, daß ein wesentlicher Teil des Zentralnervensystems der Ascidien bis dahin übersehen worden war. Derselbe besteht in einem Ganglienstrang, der vom Hinterende des Gehirns abgeht, sich über die ganze Länge der „dorsalen Raphe" (Dorsalfalte) erstreckt, sodann sich nach rechts wendet und plötzlich zwischen dem rechten und linken Lappen der Leber endigt. Wahrscheinlich versorge dieser Strang den Kiemensack, den Oesophagus, den Magen und die Leber. Van Beneden und Julin nennen ihn da-

[1]) Vgl. zu dem Vorhergehenden folgende Arbeiten: C. Rabl, Über die Entwicklung der Tellerschnecke (Morph. Jahrbuch, 5. Bd., 1879); Oswald Seeliger, Die Entwicklungsgeschichte der sozialen Ascidien (Jen. Zeitschr. f. Naturwissenschaften, 18. Bd., N. F. 11. Bd., 1885); W. E. Castle, On the Cell-Lineage of the Ascidian Egg. Contrib. from the Zool. Laborat. of the Mus. of Comp. Zool. under the Direction of E. L. Mark (Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences. No. 5. Vol. 22. Whole Series Vol. 30. Boston 1895); Idem, The Early Embryology of Ciona intestinalis (Flemming, L.) (Bull. of the Mus. of Comp. Zool. et Harward College. No. 7. Vol. 27, Cambridge, Mass., U. S. A. 1896; Samassa, Arch. f. mikr. Anat., 44. Bd., 1894; Edwin G. Conklin, The Organisation and Cell-Lineage of the Ascidian Egg (Journ. of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. 2. Ser., Vol. XIII, Part. I. 1905).

her „corde ganglionnaire viscéral“ oder auch kurz „cordon viscéral“. Sie geben zunächst eine Beschreibung der Verhältnisse bei den erwachsenen Tieren, und zwar vor allem eine Beschreibung der Organe der interosculären Region von Molgula ampulloides P. J. van Beneden (besonders des von ihnen als Hypophyse gedeuteten Organs und des Gehirns mit dem Ganglienstrang); der zweite Teil der Arbeit bringt eine Beschreibung der Entwicklung des Zentralnervensystems der Ascidien nach den an Clavelina Rissoana angestellten Untersuchungen. Van Beneden und Julin fanden, daß das Zentralnervensystem der Larve von Clavelina im Höhenstadium seiner Entwicklung aus drei Teilen bestehe: einem Hirnbläschen, das die Sinnesorgane trage; einer Visceralportion, die sich bis zur Schwanzwurzel erstrecke, und einer Caudalportion. Diese drei Portionen werden in ihrer ganzen Länge von einem Kanal durchzogen, der vorn zu einem Hirnventrikel, hinten zu einem Visceralventrikel erweitert sei. Die Frage nach der Umbildung des Zentralnervensystems der Larve in das des erwachsenen Tieres war durch die damals vorliegenden Untersuchungen Kowalewskys und Metschnikoffs nicht gelöst. Nach van Beneden und Julin atrophiert nun gleichzeitig mit der Atrophie des Schwanzes der Larve die Caudalportion ihres Zentralnervensystems vollständig, ohne eine Spur beim erwachsenen Tier zu hinterlassen. Dagegen verschwinden die Hirnbläschen und die Visceralportion nur zum Teil, zum Teil bleiben sie erhalten. — Speziell geht der viscerale Ganglienstrang (cordon ganglionnaire viscéral) aus der Umwandlung der epithelialen Wand des Zentralkanals der Visceralregion hervor: der Cordon viscéral sei also ein Teil des von van Beneden und Julin so genannten Myelencephalons der Larve (S. 46).

Zum Schluß kommt noch ein sehr merkwürdiger, durch seine Kühnheit so echt van Benedenscher Vergleich. Van Beneden verspricht für die nächste Zeit eine Mitteilung über die Entwicklung des Nervensystems des Kaninchens und glaubt schon jetzt zeigen zu können, daß das Zentralnervensystem dieses Tieres (van Beneden schreibt statt Zentralnervensystem „le myel-encéphale“, womit aber wohl sicher Rückenmark und Gehirn gemeint sind) sich beim Beginn seiner Entwicklung, geradeso wie das der Ascidien, aus drei Teilen zusammensetze: einer Portio cerebralis, einer Portio visceralis und einer Portio medullaris; daß ferner bei den Wirbeltieren wie bei den Tunicaten die Portio visceralis „qui devient plus tard l'épen-

céphalon", mit dem Rückenmark aus einer gemeinsamen Anlage entstehe; und daß endlich bei beiden dem Stadium der Dreiteilung des Zentralnervensystems ein solches der Zweiteilung vorausgehe, in welchem die Medullarplatte sich bloß aus zwei Portionen zusammensetze: einer plaque cérébrale und einer plaque myel-épencéphalique (S. 49). Anklänge an diese Auffassung finden sich in der Tat, wie wir sehen werden, in seinen späteren, zum Teil nach dem Tode herausgegebenen Kaninchenarbeiten; — aber es sind nur Anklänge.

Ein langer Aufenthalt in Ostende gab van Beneden und Julin Gelegenheit, die postembryonale Entwicklung der Ascidien einer neuen, in ihren Jugendstadien durch völlige Durchsichtigkeit ausgezeichneten Phallusiaart zu untersuchen. Namentlich genau wurde von ihnen die Umwandlung des Kiemenapparates, die Bildung der Kiemenspalten und das Verhältnis der Peribranchialhöhlen zur Kloake untersucht; außerdem waren auch die Nierenbläschen und die Geschlechtsorgane, der Visceralganglienstrang und das von ihnen (vor allem von Julin) als Hypophyse gedeutete Organ, sowie endlich die Tentakel Gegenstand der Untersuchung. Wenn auch die Arbeit in erster Linie durch das Detail, das sie bringt, Interesse bietet, so streift sie doch auch an zwei Stellen Fragen von allgemeiner Bedeutung. Es geschieht dies dort, wo von der Entwicklung der Nierenbläschen und der Geschlechtsorgane die Rede ist. Van Beneden und Julin fanden, daß die Anlagen dieser Organe aus ursprünglich soliden Haufen von Mesenchymzellen hervorgehen, die sich später aushöhlen, während ihre Zellen zu Epithelzellen verschiedener Funktion werden. Sie fügen dieser Beobachtung dort, wo sie von der Entwicklung der Nierenbläschen sprechen, die Worte hinzu: „Nous trouvons ici un exemple remarquable de la formation d'un épithélium secrétoire aux dépens de cellules conjonctives. L'un de nous (sc. van Beneden) a reconnu depuis longtemps (es waren seit dem Erscheinen der hier von van Beneden gemeinten Arbeit erst drei (!) Jahre verflossen; vgl. Zool. Anz. 1881), que l'ébauche des organes génitaux est formée chez la Pérophore par un amas de cellules migatrices (globules du sang), les mêmes qui constituent la source aux dépens de laquelle se forment tous les tissus conjonctifs des bourgeons. Comme nous allons de voire telle est aussi l'origine de l'organe ovario-testiculaire (ovotestis) de la Phallusia scabroides" (S. 630). Und weiter heißt es in dem Kapitel über die Geschlechtsdrüsenanlage, wie schon früher (Zool. Anz. 1881) in dem Aufsatz über die

Frage, ob die Ascidien ein Coelom besitzen, daß die Höhle des Geschlechtsdrüsenbläschens der Tunicaten ein Enterocoel, homolog dem Coelom der Wirbeltiere, darstelle, und daß das gleiche von der Höhle des Nierenbläschens gelte. Die Gesamtheit der Renal- und Genitalhöhlen der Tunicaten könne also einerseits mit der Leibeshöhle der Anneliden, andererseits mit derjenigen der Wirbeltiere verglichen werden: sie seien degenerierte und tief modifizierte Reste eines primitiven Enterocoels (S. 632). Es würde mich zu weit führen, hier auf diese Fragen näher einzugehen, nur das eine möchte ich betonen, daß es sich bei den Anlagen der genannten Organe wohl sicher nicht um bereits zu Bindegewebszellen differenzierte Mesodermzellen gehandelt haben kann, sondern daß, wie ich schon vor 35 Jahren für die Anlage der bleibenden Niere der Tellerschnecke gezeigt habe, indifferente Mesodermzellen den Ausgang für die Entwicklung jener Organe gebildet haben werden. Leider habe ich nie mit van Beneden über die später so lebhaft diskutierte Frage nach der Eigenart oder, wie man sich auch ausgedrückt hat, nach der Spezifität der Zellen und Gewebe gesprochen und weiß daher auch nicht, wie er sich dazu verhielt.

Wie gesagt, waren van Benedens Hauptarbeit über die Ascidien die „Recherches sur la morphologie des Tuniciers“. Sie bildeten zunächst eine Fortsetzung der Arbeit über die Furchung und Gastrulation von Clavelina Rissoana. Van Beneden beginnt mit der Beschreibung der Gastrula. Gerade dieser Teil seiner Untersuchungen ist in Anbetracht seiner Arbeiten über die Gastrulation der Säugetiere von der größten Wichtigkeit. Wie wir sehen werden, trug van Beneden im Jahre 1886 auf der Naturforscherversammlung in Berlin eine neue Theorie der Gastrulation der Säugetiere vor, die von seiner im Jahre 1875 aufgestellten und noch 1880 vertretenen grundverschieden war. Dieser Mitteilung, die auf wenig Verständnis stieß, folgte im Jahre 1888 eine zweite, ausführlichere. Auf der Anatomenversammlung in Würzburg demonstrierte er eine Reihe von Tafeln zur Entwicklung des Kaninchens und der Fledermaus und gab dazu eine kurze Erläuterung. Nun erschien die Arbeit über Furchung und Gastrulation der Ascidien im Jahre 1884, dagegen die Beschreibung der weiteren Entwicklung vom Stadium der Gastrula an im Jahre 1887. Es darf wohl angenommen werden, daß die Untersuchungen über die Gastrulation der Ascidien nicht ohne Einfluß auf van Benedens Ansichten über den Verlauf der Gastrulation bei

den Säugetieren waren. Van Beneden und Julin fanden, daß sich schon in der Gastrula der Ascidien die prospektive Bedeutung bestimmter Zellgruppen an gewissen Eigentümlichkeiten der Zellen erkennen lasse. So heben sich z. B. schon jetzt die Zellen der künftigen Medullarplatte, abgesehen von der bedeutenderen Größe ihrer Kerne, ganz besonders durch die starke Färbbarkeit ihres Protoplasmas von den Zellen der künftigen Epidermis ab; und ähnliche Unterschiede bestehen zwischen den Zellen oder Zellgruppen des Entoderms. Durch diese Befunde wird man an die im Jahre 1905, also 18 Jahre später, von Conklin mitgeteilten Ergebnisse seiner Untersuchungen an Cynthia erinnert. Conklin konnte bekanntlich im Ei einer Cynthia schon unmittelbar nach dem Durchschneiden der ersten Furche nicht weniger als sechs verschiedene Plasmaarten unterscheiden, die schon genau dieselben Lagebeziehungen zueinander einhalten, wie später die Organe der Larve, zu denen sie als organbildende Substanzen in genetischer Beziehung stehen (Ektoplasma, Entoplasma, Myoplasma, Chordo-Neuroplasma, Chymoplasma und Caudalchymoplasma). — Die Anlage des Zentralnervensystems soll nach van Beneden und Julin in der Gastrula von Clavelina einen Ring bilden; ähnliches hat später Castle behauptet; aber Conklin hat, wovon später die Rede sein wird, gezeigt, daß die Angabe auf einem Irrtum beruhte. Nach van Beneden und Julin und ebenso nach Castle sollte dieser Ring vorn breiter als hinten sein und den Blastoporus einschließen. Sowie sich aus dem Ektoderm die Anlage eines Zentralnervensystems als etwas Besonderes heraushebe, so sei dies auch mit der gemeinsamen Anlage der Chorda und des Mesoderms der Fall, die aus dem Entoderm entstehen. Auch sie sollen zusammen einen den Blastoporus umgebenden Ring bilden; und zwar bilde sich die Chorda auf Kosten von Entodermzellen, die vor dem Blastoporus unter der Medullarplatte, nahe der Mittellinie des Embryo, liegen. Auch die Beobachtungen van Benedens, daß die Zellen, die die gemeinsame Anlage der Chorda und des Mesoderms bilden, sich vor den übrigen Zellen des Entoderms durch geringere Größe und geringeren Deutoplasmagehalt auszeichnen, ist namentlich mit Rücksicht auf die späteren Arbeiten Lwoffs und aller anderen, die nach Hatschek über die Gastrulation des Amphioxus gearbeitet haben, von Wichtigkeit. Augenscheinlich hat auch Castle unter dem Einfluß der bekannten Anschauungen Lwoffs gestanden. — Was die Anlage des Mesoderms

in diesen frühen Stadien betrifft, so fanden sie van Beneden und Julin ganz ähnlich derjenigen des Amphioxus, namentlich auch insofern, als sich die Urdarmhöhle vorn rechts und links in zwei Divertikel fortsetzt. Damit glaubten sie den Nachweis liefern zu können, daß die Tunicaten zu den Enterocoeliern im Sinne der Brüder Hertwig zu stellen seien. Von allen diesen Vorgängen wird später, im II. Teil, noch die Rede sein. Hier will ich nur hervorheben, daß Conklin bei den Ascidien Mesodermdivertikel nicht sehen konnte; er sagt, er könne zwar van Beneden und Julin in dieser Beziehung nicht mit Sicherheit entgegentreten, er könne aber auch ihre Angaben nicht bestätigen; jedenfalls stimmen seine Beobachtungen mit denen Davidoffs und Castles in dieser Beziehung besser überein. — Im weiteren Verlaufe der Darstellung hebt van Beneden hervor, daß es anfangs bei den Ascidien keine medianen Organe gebe; es gebe in den jüngsten Stadien keine Zelle, die genau in der Medianebene liege; vielmehr liegen alle Zellen entweder rechts oder links, so wie auch schon nach dem Durchschneiden der ersten Furche eine rechte und eine linke Zelle oder Blastomere zu unterscheiden seien. Auch die anscheinend medianen Organe oder Organanlagen, wie das Zentralnervensystem und die Chorda, seien vermöge ihres Ursprungs ebenso als paarige Organe zu betrachten wie alle anderen Organe des Körpers. Allerdings gehe die ursprüngliche Symmetrie später verloren, indem Zellen aus der einen Körperhälfte in die andere hinübertreten[1]). Es ist klar, daß van Beneden durch diese und ähnliche Betrachtungen die Concrescenztheorie streift, wenn er sie auch nicht ausdrücklich erwähnt. Ja, es macht fast den Eindruck, als ob er, wenigstens zu jener Zeit, ein Anhänger dieser Theorie gewesen sei. — Da van Beneden weder in dieser noch in einer anderen Arbeit näher auf diese Frage eingeht, halte ich es nicht für nötig, meinerseits die Berechtigung der Concrescenztheorie hier in Diskussion zu ziehen.

Über die nächste Differenzierung des Mesoderms berichtet van Beneden, daß sich die Coelomdivertikel, die beim Amphioxus bekanntlich ihren epithelialen Charakter beibehalten, bei Clavelina in rundliche Zellen auflösen, die sich voneinander trennen und in

[1]) Auf S. 283 spricht van Beneden die Vermutung oder Hypothese aus, daß die Faserkreuzungen im Zentralnervensystem der Wirbeltiere vielleicht darin ihren Grund haben könnten, daß Zellen von der rechten nach der linken Seite und umgekehrt hinübertreten.

einem Blastocoel zerstreuen, wodurch sie einem Mesenchym den Ursprung geben. Dieses Blastocoel scheint van Beneden nicht für gleichbedeutend mit dem Huxleyschen Blastocoel oder der Furchungshöhle (v. Baerschen Höhle) gehalten zu haben; denn er sagt ausdrücklich — und dies geht auch aus den späteren Untersuchungen Castles und Conklins hervor —, daß die Furchungshöhle bald vollständig schwinde, und daß daher wohl kein genetischer Zusammenhang zwischen ihr und den großen Räumen angenommen werden könne, die später zwischen Ectoderm und Entoderm bestehen, Räumen, die vom Mesenchym eingenommen werden. Übrigens hatte schon lange vorher Kowalewsky gezeigt, daß sich die vorderen Enden der beiden Mesodermstreifen auflösen, und daß zwischen der äußeren Haut und dem Darm des Embryo eine große Höhle auftrete, die Claus als „primäre Leibeshöhle“ bezeichnete, worin ihm Seeliger später beitrat, und in der sich die abgelösten Zellen verbreiten. Diese Zellen werden, worüber wohl kein Zweifel bestehen könne, zu Bindegewebs-, Muskel- und Blutzellen. Die Stammzellen aller dieser Gewebsformationen haben dasselbe Aussehen: es sind rundliche, nicht weiter differenzierte Zellen. — Von anderen Angaben über die weitere Entwicklung des Mesoderms von Clavelina sind auch heute noch folgende von Interesse: Das Mesoderm von Clavelina — es soll wohl heißen das Rumpfmesoderm — erfährt nie eine Trennung in einzelne Metameren, wie dies beim Amphioxus der Fall ist. Auch der Schwanz lasse in keinem Stadium der Entwicklung eine deutliche Segmentierung erkennen, indessen dürfe doch geschlossen werden, daß er aus so viel Metameren zusammengesetzt sei, als Muskelzellen an der Seite der Chorda von vorn nach hinten aufeinanderfolgen. Van Beneden und Julin schließen dies daraus, daß auch beim Amphioxus jedes Segment die Länge einer Muskelfaser besitze. Daraus folgern die beiden Autoren, daß der Schwanz von Clavelina aus mindestens achtzehn Segmenten aufgebaut sei.

Van Beneden und Julin werfen u. a. auch die Frage auf, ob die geschwänzten Larven der Tunicaten und der Appendikularien einen segmentalen Bau besitzen. Der Schwanz der Appendikularien setze sich aus zehn Segmenten zusammen (Langerhans); jedes Segment besitze eine Muskelplatte, zu der ein motorischer Nerv hinziehe. Die motorischen Nerven entsprechen ebenso vielen Spinalnervenwurzeln usw. Ganz ähnlich wie die Appendikularien verhalten sich in Beziehung auf die Nerven und Muskeln die Larven der Ascidien

(v. Kupffer). Die beiden Autoren wenden sich dann sehr scharf gegen die Hypothese Seeligers, nach der der Schwanz der Appendikularien und Ascidienlarven bloß ein einziges Segment repräsentiere, der übrige Körper dagegen zwei, nämlich ein Kopf- und ein Rumpfsegment.

Das nun folgende Kapitel handelt von der Entwicklung und dem Bau des Herzens, des Perikards und des sogenannten Epikardialrohres. Es ist besonders deshalb von Wichtigkeit, weil es die Frage nach der sogenannten Spezifität der Keimblätter, die bald darauf in den Mittelpumkt der Diskussion trat, berührt. Freilich hat van Beneden gerade diese Seite der Frage nicht besonders betont, und so sind denn auch seine Beobachtungen an den Embryologen so ziemlich spurlos vorübergegangen. Van Beneden und Julin schildern zunächst die Entwicklung der genannten Organe bei der Larve und Knospe und beschreiben sodann den Bau des Herzens des erwachsenen Tieres. Aus der Darstellung der Entwicklung dieser Organe bei der Larve hebe ich nur folgendes hervor: Herz, Perikard und sogenanntes Epikard, das, nebenbei bemerkt, mit dem Epikard der Wirbeltiere gar nichts zu tun hat, gehen aus einer gemeinsamen Anlage hervor und leiten sich vom Entoderm des hinteren Endes des Kiemensackes ab. Die erste Anlage wird von zwei soliden, rechts und links gelegenen Zellsträngen gebildet, die van Beneden und Julin als Cylindres procardiques bezeichnen. Dieselben höhlen sich später aus und verschmelzen miteinander. Aus dieser gemeinsamen Anlage gehe der sogenannte Epikardialschlauch hervor, der vorn und hinten in zwei Schenkel geteilt sei und mit dem Kiemensack in Verbindung bleibe, ferner das Perikard und drittens durch Einfaltung der dorsalen Wand des Perikards das Herz. Epikard und Perikard trennen sich später voneinander. Das Epikard dringe in die Stolonen ein und spiele bei der Knospung eine wichtige Rolle. Im Anschluß an diese Beschreibung stellen van Beneden und Julin eingehende Betrachtungen über die Homologie des Herzens und des Perikards der Tunicaten mit den gleichnamigen Organen der Wirbeltiere an; schon die paarige Anlage sei in dieser Hinsicht bedeutungsvoll, sowie andererseits auch insofern, als sie zeige, daß ebenso wie die anderen scheinbar unpaaren Organe, wie das Zentralnervensystem und die Chorda, auch das Herz und Perikard ursprünglich paarig angelegt werden. Später, in den allgemeinen Betrachtungen, führen van Beneden und Julin aus, daß das Herz der Tuni-

caten nicht mit dem der Wirbeltiere homolog sein könne; es entwickle sich bei den Urochordaten auf Kosten eines ganz anderen Organes und in ganz anderer Weise wie bei den Wirbeltieren. Van Beneden und Julin schließen weiter, daß die gemeinsamen Vorfahren der Tunicaten und Wirbeltiere noch kein Herz besessen haben können, und daß dieses sich in beiden Stämmen selbständig und auf verschiedene Weise entwickelt habe. Dem Herzen der Tunicaten fehle vor allem das Endothel, das für das Herz der Wirbeltiere, ebenso wie für deren Gefäße, so charakteristisch und wesentlich sei. Außerdem entwickeln sich bei den Tunicaten Herzwand (Myo- und Epikard, die beide zusammen eine einzige Zellschicht, ein Muskelepithel, darstellen) und Perikard aus dem Entoderm, bei den Wirbeltieren aber sicher aus dem Mesoderm. Das seien so fundamentale Unterschiede, daß man unmöglich eine Homologie beider Bildungen (bei den Tunicaten und den Wirbeltieren) annehmen könne.

Von diesen Beobachtungen und Betrachtungen interessieren wohl heute in erster Linie diejenigen, daß *ein echtes Muskelepithel aus dem Entoderm entstehe*. Man erinnert sich noch des großen Aufsehens, das seinerzeit die Angabe hervorrief, daß der Sphincter pupillae aus der sekundären Augenblase, also in letzter Linie aus dem Ektoderm entstehe. Man war so sehr daran gewöhnt, alle und jede Muskulatur aus dem mittleren Keimblatte hervorgehen zu lassen, daß man lieber an einen Beobachtungsfehler glauben, als die liebgewordene Ansicht aufgeben wollte. Freilich hatte schon vor langer Zeit Kölliker die Vermutung ausgesprochen, daß die Muskelzellen der großen Schweißdrüsen der Achselhöhle vielleicht aus dem Ektoderm hervorgehen. Aber diese Vermutung war wohl den meisten Embryologen unbekannt geblieben; jedenfalls hatten sie auf die Ansichten über die Spezifität der Keimblätter gar keinen Einfluß. Heute hat man sich beruhigt und hat mit Recht die Ansicht, daß einzig und allein das Mesoderm Muskulatur hervorgehen lassen könne, fallen gelassen. Durch van Beneden wissen wir nun, daß auch aus dem Entoderm Muskulatur entstehen kann. Interessant *und für die Polarität und damit zugleich für die Promorphologie der Zelle wichtig ist dabei, daß überall, mag die Muskulatur aus was immer für einem Keimblatte entstehen, zuerst ein Muskelepithel auftritt, und daß die Muskelfibrillen stets an der basalen, nie an der freien*

Seite der Zelle zur Ausbildung kommen[1]). Zwei Jahre später habe ich gezeigt, daß das primitive Ektokard der Selachier, aus dem später Epikard und Myokard entstehen, zunächst ein echtes Muskelepithel entstehen läßt, und daß dabei die Muskelfibrillen an der der Perikardialhöhle abgewendeten, also basalen Seite zur Ausbildung kommen.

In dem Kapitel über die Weiterentwicklung des Darmkanals von Clavelina wird bemerkt, daß der Schwanzdarm der Larve und die ihn aufbauenden Zellen ihren epithelialen Charakter verlieren und, wie van Beneden und Julin glauben, zu Blutkörperchen werden. Letztere Frage halte ich durch die vorliegenden Untersuchungen nicht für gelöst. Meiner Erfahrung nach gehört es zu den schwierigsten Aufgaben einer entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung, festzustellen, wie ein Organ schwindet und was aus seinen Zellen wird. Diese Frage ist meistens viel schwieriger zu lösen als die Frage nach seinem Ursprung.

Im allgemeinen Teil kommen die beiden Autoren nochmals auf den Schwund des Schwanzdarmes zurück. Sie meinen, daß der Schwanz der Ascidienlarven dem größten Teil des Rumpfes der Amphioxuslarven homolog sei, daß er aber sekundär zu einem Bewegungsorgan reduziert worden sei. Der Körper der entwickelten Ascidien dürfe nur dem ersten Segmente des Amphioxus verglichen werden. Mit der Umbildung der größeren hinteren Hälfte des Körpers zu einem Bewegungsorgan sei natürlich auch der Darm geschwunden. Es sei nicht unwahrscheinlich, daß der ursprüngliche After bei den gemeinsamen Stammformen der Tunicaten und Cephalochordaten am Ende des Rumpfes gelegen habe, und daß das Medullarrohr und der Darm zusammen im Niveau dieser Öffnung ausmündeten. Die Bildung des Canalis neurentericus fiel nun mit dem sekundären Verschluß dieses primordialen Afters und dem Auftreten eines neuen Afters zusammen[2]). Sodann wird noch die Frage

[1]) Bei den entodermalen Muskelepithelien der Ascidien handelt es sich stets um eine einfache Lage quergestreifter Fibrillen. Van Beneden und Julin betonen, daß dieses Muskelepithel als eines der schönsten Beispiele eines solchen gelten könne.

[2]) Wenn ich nicht irre, hat Kowalewsky einmal die Ansicht ausgesprochen, der Canalis neurentericus weise darauf hin, daß die Vorfahren der Chordaten einen U-förmigen Darm besessen haben, dessen einer Schenkel in weiterer Folge zum Zentralnervensystem, dessen anderer zum bleibenden Darmrohr geworden sei. Solche Sprünge vermag nur eine ungezügelte phylogenetische Spekulation zu machen.

aufgeworfen, wie bei den Tunicaten der neue After entstehen konnte. Eigentümlicherweise bringen van Beneden und Julin mit dieser Frage die sogenannte kolbenförmige Drüse des Amphioxus in Zusammenhang, deren Entwicklung von Hatschek beschrieben worden war. Sie glauben, daß die Bildungsstätte der anfangs blind geschlossenen Darmanlage von Clavelina genau dem Ort entspreche, an der die kolbenförmige Drüse des Amphioxus entstehe, und sind daher der Ansicht, daß dadurch die Homologie dieser beiden Bildungen nicht unwahrscheinlich werde[1]). Ich führe alles dies an, weil es überaus charakteristisch für die ganze Denkart van Benedens ist. Das gleiche gilt auch von den Betrachtungen über den Bau und die Entwicklung der Geschlechtsorgane. Schon früher, in den Jahren 1881 und 1884, hatten sich beide Forscher, wenn auch nur kurz, über diesen Gegenstand geäußert. Sie fanden, daß sowohl die Geschlechtsdrüsen (Hoden und Ovarium), als auch deren Ausführungsgänge aus einer und derselben gemeinsamen Anlage hervorgehen, die sicher mesodermalen Ursprunges sei und aus Zellen bestehe, von denen es heißt: „Ces cellules sont identiques aux globules sanguins, qui remplissent les espaces vasculaires voisins“ (S. 331). Später (S. 337) wird dann weiter die Ansicht ausgesprochen, daß die Zellen, aus denen sich die erste Anlage der Geschlechtsorgane aufbaue, durch den Blutstrom an ihren Bestimmungsort geführt werden! Meiner Ansicht nach gehen die Autoren hierin entschieden viel zu weit. Wie ich aus den Zeichnungen, dann aber auch aus allgemeinen Gründen schließe, kann es nicht zweifelhaft sein, daß es sich hier bloß um eine entfernte Ähnlichkeit der Zellen mit Blutkörperchen handelt. Es wäre richtiger gewesen, wenn die Autoren gesagt hätten, die Anlage der Geschlechtsorgane gehe aus Zellen hervor, die einen indifferenten Charakter besitzen, aber in ihrem Aussehen an Blutkörperchen erinnern. Aus der Tatsache, daß die Eier, wenn sie reif sind, bei den Ascidien in den Oviduct gelangen, während sie bei den Wirbeltieren in die Leibeshöhle kommen, schließen die Autoren, daß sich bei den Ascidien der Oviduct zum Ovarium so verhalte, wie bei den Wirbeltieren die Leibeshöhle zum Ovarium.

Den Schluß des Kapitels über die Geschlechtsorgane bildet eine Beschreibung der Oogenese von Clavelina. Auch da kommen van Beneden und Julin wieder auf die Frage nach der Homologie der

[1]) Auf S. 391 wird die Amphioxuslarve in einer nicht näher bezeichneten Weise in phylogenetische Beziehung zu den Anneliden gebracht!

Höhle des Ovariums und des Oviductes mit der Peritonealhöhle der Wirbeltiere zurück. Überdies halten sie es für sehr wahrscheinlich, daß man das Ovarium der Ascidien, das bei Clavelina zwei Hälften erkennen lasse, für ein paariges Organ zu halten habe, daß also mit anderen Worten eigentlich ein rechtes und ein linkes Ovarium bestehe, wie bei den Wirbeltieren, und daß, wie bei diesen die reifen Eier in die Leibeshöhle gelangen, sie bei den Ascidien in die Höhle des Ovarium fallen. Dies spreche zugunsten der Hypothese, daß die Höhlen des Ovariums und des Oviductes eigentlich Teile eines Enterocoels seien. Schließlich verbreiten sich die Autoren sehr eingehend über die Hüllen des Eies und suchen nachzuweisen, daß sie sämtlich follikulären Ursprungs seien; sie bestätigen dabei im wesentlichen die Angaben Kowalewskys.

In den allgemeinen Betrachtungen über die Geschlechtsorgane setzen die Autoren ausführlich auseinander, wie sie sich die Protochordaten, d. h. die gemeinsamen Vorfahren der Urochordaten (Tunicaten), Cephalochordaten (Amphioxus) und Wirbeltiere organisiert denken. Wenn man von der Chorda absehe, so näherten sich diese Protochordaten sehr den heutigen Archanneliden, besonders den Protodriliden (S. 418), deren Entwicklung namentlich durch die Untersuchungen Hatscheks über Polygordius bekannt geworden war. Van Beneden und Julin suchen dann zu zeigen, wie sich aus solchen Archanneliden die Protochordaten entwickeln konnten. Selbst die Lage des Mundes zum Zentralnervensystems biete keine besonderen Schwierigkeiten! Man brauche nur anzunehmen, daß der Mund zu einer Zeit, zu der das Zentralnervensystem noch aus zwei getrennten Hälften, einer rechten und einer linken, bestand, zwischen diesen zwei Hälften nach vorn gewandert sei, und daß sich erst dann hinter ihm die beiden Hälften miteinander verbanden! Auch die Ableitung der Chorda aus einer bei jenen Archanneliden aufgetretenen Darmrinne mache keine Schwierigkeiten. So könnten also die Chordaten und Anneliden zwei Äste eines und desselben Stammes sein[1]). Es sei sehr wahrscheinlich, daß bei den Protochordaten, wie bei den Anneliden, die Coelomdivertikel die Quelle oder Ursprungsstätte (source) der Geschlechtsprodukte gewesen seien; und zwar müsse man die Geschlechtshöhlen (Cavités sexuelles)

[1]) Später hat van Beneden ganz andere Ansichten über den Ursprung der Wirbeltiere und überhaupt der Chordonier geäußert. Vgl. darüber das V. Kapitel.

oder die Höhlen der Geschlechtsorgane in ihrer Gesamtheit als Homologa des Enterocoels des ersten Rumpfsegments der Protochordaten und des Amphioxus ansehen; sie würden demnach den letzten Rest des Enterocoels der Vorfahren darstellen (S. 422). Das gleiche gelte von den Höhlen der Nierenbläschen. Den etwaigen Einwand, daß weder die Geschlechtshöhlen noch die Nierenhöhlen (weder die Höhlen der Geschlechtsorgane, noch die der Nierenbläschen) als Divertikel des Darms entstehen, suchen van Beneden und Julin in dem Kapitel über die Körperhöhlen der Tunicaten zu entkräften. Sie heben hervor, daß eines der Hauptresultate ihrer Arbeit der Nachweis der morphologischen Identität des Mesoderms der Ascidien und der Cephalochordaten sei. Und nun werden die einzelnen Höhlen der Tunicaten, abgesehen von der Höhle des Verdauungstraktes, der Reihe nach durchgenommen: die Peribranchialhöhlen und der Kloakenraum, die Perikardialhöhle und die des Epikards, die Herzhöhle und die Gefäßräume, die Höhlen der Geschlechtsorgane und der Nierenbläschen und endlich die großen Höhlen gewisser Phallusiaarten und speziell von Ciona. Die Peribranchialhöhlen seien den Kiemengängen oder Kiemenkanälen der Appendikularien homolog; sie stellen ein paar Kiemenspalten dar, die zu weiten Höhlen umgewandelt seien. Bei den Appendikularien öffnen sie sich direkt nach außen; bei den anderen Tunicaten münden sie in eine mediodorsale Depression der Körperoberfläche, die Kloake, ein. — Perikard und Epikard entstehen als Divertikel des Kiemendarms; sie haben weder beim Amphioxus noch bei den Wirbeltieren ein Homologon. Das Perikard der Tunicaten sei dem Perikard der Wirbeltiere nicht homolog, und auch das Herz der Tunicaten sei, wie bereits oben erwähnt wurde, eine vom Herzen der Wirbeltiere anatomisch total verschiedene Bildung. Myokard und Epikard haben bloß ihre Analoga, nicht aber ihre Homologa bei den Wirbeltieren. Es sei außerordentlich wahrscheinlich, daß die Blutkörperchen, ebenso wie die Bindegewebszellen, aus Coelomepithelien hervorgehen (S. 427). Vorn lösen sich aus den Mesodermstreifen, nachdem die Höhlen der Divertikel geschwunden seien und das Mesoderm eine solide Beschaffenheit angenommen habe, Zellen ab, die ein Mesenchym liefern. Van Beneden schlägt nun vor, zwischen primärem und sekundärem Mesenchym zu unterscheiden. Bei den Ascidien sei ein sekundäres Mesenchym vorhanden, das aus der Umwandlung von Coelomdivertikeln, die ur-

sprünglich mit einem Enterocoel versehen gewesen seien, hervorgegangen sei. Daraus gehe aber zugleich hervor, daß der Unterscheidung der Brüder Hertwig zwischen Mesoblast und Mesenchym keinerlei prinzipielle Bedeutung zukomme. Bei den Hydromedusen und Actinien dagegen sei ein primäres Mesenchym vorhanden, d. h. ein Mesenchym, das nicht aus einem Mesoblast den Ursprung nimmt. Wenn nun bei den Ascidien ein Mesenchym aus der Umwandlung eines Mesoblasts entstehe, so könne andererseits das Mesenchym der Mollusken, Bryozoen oder Plathelminthen morphologisch einem Mesoblast äquivalent sein usw. (S. 428). Van Beneden und Julin sprechen sich daher sehr entschieden gegen die Folgerungen der Coelomtheorie aus, sowie gegen die Einteilung der Bilaterien in Pseudocoelier und Enterocoelier. Dazu bemerke ich, daß die Brüder Hertwig später selbst nicht mehr so streng zwischen Mesenchym und Mesoblast unterschieden haben, wenigstens nicht in dem ursprünglichen Sinne, und daß sie z. B. die Wirbeltiere sowohl einen Mesoblast als ein Mesenchym besitzen lassen, während nach der ursprünglichen, strengeren Auffassung die Wirbeltiere durch den Besitz eines Mesoblasts, die Mollusken und andere durch den eines Mesenchyms charakterisiert sein sollten[1]). Van Beneden und Julin suchen dann zu zeigen, wie sich während der phylogenetischen Entwicklung das Enterocoel zu den Höhlen der Geschlechtsorgane und Nierenbläschen entwickelt habe. — In einem der Schlußkapitel wird die Frage eingehend erörtert, ob die Tunicaten und der Amphioxus als degenerierte Fische zu betrachten seien. Die Ausführungen wenden sich gegen Dohrn[2]). Den Schluß bilden einige Bemerkungen über die Stellung der Tunicaten im System, die im wesentlichen nur das früher Gesagte wiederholen.

---

[1]) Bei Ciona liegen nach v. Kupffer der Darmkanal, der Perikardialsack und die Geschlechtsorgane in einer großen Höhle, die er als Leibeshöhle bezeichnet hat. Diese Höhle sei von den Peribranchialhöhlen durch ein membranöses Septum getrennt. An der ventralen Seite dieses Septums befinde sich eine kleine Öffnung, die die Leibeshöhle mit den Peribranchialhöhlen in Verbindung setze. Van Beneden und Julin nennen diese große Höhle v. Kupffers Perivisceralraum und halten es für wahrscheinlich, daß sie aus einer Erweiterung des Epikards entstehe; dabei stellen sie allerdings die betreffende Angabe v. Kupffers in Frage.

[2]) Van Beneden und Julin führen als Beweise gegen Dohrns Ansichten zunächst die Entwicklung des Herzens an, sodann die Entwicklung des Kiemenapparates. Sie wenden sich ferner gegen die Ansicht, daß die

V. Kapitel.

Arbeiten über die Entwicklung der Säugetiere.

Die erste Arbeit van Benedens über die Entwicklung der Säugetiere stammt aus dem Jahre 1875; in ihrem ersten Teile handelt sie von der Reifung des Eies und der Befruchtung, und über diesen wurde bereits im ersten Kapitel dieser Abhandlung gesprochen. Der zweite Teil handelt von den ersten Phasen der Embryonalentwicklung der Säugetiere nach Untersuchungen am Kaninchen. Waren schon die Untersuchungen van Benedens über die Befruchtung von großer Bedeutung, so waren es nicht minder die sich daran anschließenden über die Furchung und Keimblätterbildung. Es gelang ihm, die Furchung sehr viel genauer zu verfolgen, als dies bis dahin geschehen war. Er konnte zeigen, daß fast immer schon die zwei ersten Furchungszellen von verschiedener Größe sind, und er glaubte sich zu der Annahme berechtigt, daß im weiteren Verlauf der Entwicklung die eine, größere und hellere, ausschließlich die Zellen des Ektoderms, die andere, kleinere und dunklere, ausschließlich die Zellen des Entoderms liefere. Er nannte daher jene globe ectodermique, diese globe entodermique. Bekanntlich hat sich diese Auffassung später als irrig erwiesen und wurde von van Beneden selbst aufgegeben. Sodann beschrieb er noch die weiteren Teilungen in 4, 8, 12, 16, 24, 32, 64 und 96 Zellen. Schon im Stadium von 16 Zellen bilden die „Ektodermzellen" eine Kalotte über den „Entodermzellen", und noch deutlicher sei dies im Stadium von 32 und mehr Zellen der Fall. So komme es durch Epibolie zur Bildung einer Art Gastrula, die van Beneden mit dem Namen Metagastrula bezeichnete und die sich von einer typischen Archigastrula, wie sie der Amphioxus zeige, nur dadurch unterscheide, daß sie

---

Schilddrüse der Wirbeltiere und die Hypobranchialrinne des Amphioxus und der Tunicaten aus einer Kiemenspalte hervorgegangen seien, und daß der Hyoidbogen eine „Doppelnatur" besitze. In Beziehung auf die Frage nach der Homologie der Hypobranchialrinne und der Schilddrüse stellen sie sich der Hauptsache nach auf den Standpunkt, der durch die Untersuchungen W. Müllers begründet war und der, mit wenigen Ausnahmen, damals von allen Morphologen vertreten wurde. Wie damals allgemein, waren auch van Beneden und Julin der Ansicht, daß die Schilddrüse der höheren Wirbeltiere ein rudimentäres Organ sei, eine Ansicht, die bekanntlich längst aufgegeben ist.

keine Höhle besitze. Die vermeintlichen „Entodermzellen" bilden vielmehr eine solide Zellmasse, die an einer Stelle die Oberfläche des Keimes erreiche. In dieser von „Ektodermzellen" freien Stelle erblickte van Beneden das Homologon des Blastoporus (Ray Lankesters) oder Urmundes (Haeckels); demgemäß verglich er auch die in diesem „Blastoporus" gelegene „entodermale" Zellmasse mit dem Eckerschen Dotterpfropf der Amphibien. Von dieser Auffassung kam van Beneden später, wie noch gezeigt werden wird, vollkommen zurück.

Des weiteren schilderte er die Fortentwicklung der Metagastrula zur Vesicula blastodermica, die gegen Ende des dritten Tages nach der Befruchtung beginne. Der Blastoporus schließe sich, indem die „Ektodermzellem" über ihn hinwegwachsen; die „Entodermzellen" bleiben aber an dieser Stelle stets fest dem „Ektoderm" angelagert, während sich sonst überall eine spaltförmige, sich rasch vergrößernde Höhle bilde, die aber weder mit der Furchungshöhle noch mit der Höhle des Urdarms anderer Tierformen zu vergleichen sei. Allmählich nehme die „Entodermzellenmasse" die Form einer Linse an, und ihre Zellen breiten sich an der Innenfläche des „Ektoderms" zu einer kleinen Scheibe aus. Diese Stelle der Vesicula blastodermica bezeichnete van Beneden als Gastrodisque. Die unmittelbar unter dem „Ektoderm" liegenden Zellen des Gastrodisks sollen dann zum Ausgangspunkt für die Bildung des mittleren Keimblattes werden. Sie sollen ihre ursprüngliche indifferente Beschaffenheit beibehalten, während sich die tieferen, die Höhle direkt begrenzenden Zellen zu sehr dünnen Platten umbilden. Diese aus Plattenzellen bestehende Schicht werde zum inneren Keimblatte. So differenziere sich also das primitive „Entoderm" in der Mitte des Gastrodisks zum mittleren und inneren Keimblatte. Sodann beschreibt van Beneden noch das weitere Wachstum der Vesicula blastodermica und die damit einhergehende Ausbreitung des Gastrodisks. Als Area embryonalis endlich bezeichnet er ausschließlich die dreischichtige Region des Blastoderms. — Abbildungen sind dieser Abhandlung nicht beigegeben, sowie sie denn überhaupt nur als „Communication préliminaire" aufgefaßt sein wollte. Von den in ihr vorgetragenen Ansichten wird später die Rede sein. (Wie van Beneden später [1884 Annexes foetales] mitteilte, hat er das Manuskript am 4. Dezember 1875 der Akademie übergeben. Erschienen ist die Arbeit im Bulletin des Monats Dezember 1875.)

Die im Jahre 1880 zusammen mit Julin veröffentlichten Recherches sur la structure de l'ovaire etc. waren gleichfalls eine vorläufige Mitteilung; ihr Inhalt ist wörtlich gleichlautend in den zwei ausführlichen Mitteilungen über denselben Gegenstand enthalten, mit dem einzigen Unterschied, daß in der vorläufigen Mitteilung vieles aus diesen weggelassen war. Von den ausführlichen Mitteilungen wird gleich weiter unten die Rede sein. Zunächst sollen die „Recherches sur l'embryologie des Mammifères. La formation des feuillets chez le Lapin" aus dem Jahre 1880 besprochen werden. In die Zeit zwischen dem Erscheinen der vorläufigen Mitteilung (1875) und dieser Arbeit fiel die schwere Erkrankung van Benedens, die der Sturz vom Eiger zur Folge hatte. Das Bulletin der belgischen Akademie, in dem die vorläufige Mitteilung erschienen war, wurde, wie gesagt, im Dezember 1875 ausgegeben. In demselben Monat, und zwar am 3. Dezember 1875, hielt Rauber in Leipzig seinen später so bekannt gewordenen Vortrag über die erste Entwicklung des Kaninchens[1]). Der Publikation war eine Tafel mit Abbildungen beigegeben, während der Mitteilung van Benedens solche fehlten. Ich muß auf diese Arbeit Raubers schon deshalb genauer Rücksicht nehmen, weil später van Beneden die Priorität der Entdeckung der sogenannten „Rauberschen Deckschicht" für sich in Anspruch genommen hat. Rauber bespricht zunächst die Entwicklung des Kaninchens vom Auftreten des Cystocoels (= Blastocoels, s. u.), das er als Furchungshöhle bezeichnet, bis zur Bildung der Primitivrinne. Später, bei der Beschreibung von Serienschnitten durch Keimblasen von 1,25 mm an, sagt er, daß die „Keimscheibe" oder der „Fruchthof" zunächst eine äußerste Lage sehr platter Zellen unterscheiden lasse, und bemerkt von dieser: „Diese Lage ist jedoch keine bleibende, sondern stellt ein transitorisches Keimblatt dar (Umhüllungshaut Reichert), welches an Eiern von 6 mm nicht mehr wahrzunehmen ist. Gleichwohl besitzt es vielleicht die Bedeutung einer leisen Homologie mit dem Hornblatt der Batrachier und Fische. Man kann es die ‚Deckschicht' nennen" (S. 106). Auf diese Schicht „folge eine einreihige Schicht quaderförmiger Zellen, das Ektoderm der Keimscheibe." Ihr folge „die letzte, gleichfalls einreihige Schicht, das Entoderm der Keimscheibe", aus flachen Zellen bestehend. Die Verbindung des Ektoderms mit dem Entoderm sei nur eine sehr

[1]) Sitzungsberichte der naturforschenden Gesellschaft zu Leipzig, 1875.

lockere. — Für die Frage nach der Gastrulation der Säugetiere sind die Schlußworte Raubers von großem Interesse. Er meint, wenn auch eine vollständige Übereinstimmung mit den Entwicklungsformen anderer Klassen nicht bestehe, so seien doch „die obwaltenden Unterschiede keine fundamentalen und lassen sich vielleicht begreifen, wenn man sie einer genauen Prüfung unterwirft. Vor allem kann man geneigt sein, die Entwicklungsform des Kaninchens als eine besondere Art delaminativer Gastrula aufzufassen" (S. 108). Rauber zieht sodann die Gastrula des Amphioxus zum Vergleiche heran.

Bald darauf erschien die bekannte Abhandlung V. Hensens über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens[1]). Hensen konnte von der vorläufigen Mitteilung van Benedens keine Kenntnis haben. Abgesehen von einer großen Reihe anderer wichtiger Beobachtungen findet sich hier auch eine genaue Beschreibung der Bildung des Primitivstreifens und seiner Verdickung am vorderen Ende, des von Hensen so genannten Knotens (S. 267 und 268 sowie 353). Er teilt mit, daß im Bereiche dieses Knotens des Primitivstreifens „sowohl äußeres wie inneres Keimblatt mit dem an genannter Stelle entstehenden Mesoblast untrennbar verwachsen sind". Daraus folgert er, „daß beide Blätter sich an der Bildung des mittleren Keimblattes, wenn auch in differenter Weise und mit verschieden großer Masse beteiligen". — So waren also auch die Angaben Hensens der Darstellung van Benedens nicht günstig. — Im Jahre 1879 erschien dann eine Arbeit N. Lieberkühns über die Keimblätter der Säugetiere[2]). Im Jahre 1880 (23. Juli) folgte dann von demselben Autor in den Sitzungsberichten der Gesellschaft zur Beförderung der gesamten Naturwissenschaften ein Aufsatz unter dem Titel „Von den Keimblättern der Säugetiere". „Sein (Lieberkühns) Hauptverdienst ist," — ich zitiere nach der gleich unten zu erwähnenden Arbeit Köllikers aus dem Jahre 1882 — „die Entstehung des bleibenden Ektoderms aus dem Reste der

[1]) V. Hensen, Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens. His und Braune, Zeitschrift f. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte, I. Bd., 1876, S. 213—273 und 353 bis 423. 5 Tafeln. Die betreffenden Hefte sind am 26. November 1875 und 10. März 1876 ausgegeben.

[2]) N. Lieberkühn, Über die Keimblätter der Säugetiere. Mit 1 Tafel. Gratulationsschrift für H. Nasse. Marburg 1879. Von mir nach Kölliker zitiert.

Furchungskugeln nachgewiesen zu haben, welche nach ihm dem primitiven Ektoderm der Embryonalanlage oder der Rauberschen Schicht sich anlegen und in zwei Blätter, das bleibende Ektoderm und das Entoderm, zerfallen. Aus diesem Grunde sowohl, als auch infolge direkter Beobachtungen spricht sich Lieberkühn gegen E. van Benedens Lehre von der scharfen Trennung der Furchungskugeln in entodermatische und ektodermatische aus. Ferner bestätigt Lieberkühn das Vorkommen zweiblättriger Embryonalanlagen gegen E. van Beneden und das späte Entstehen des Mesoderms" (Kölliker S. 5). In der Mitteilung aus dem nächsten Jahr kommt Lieberkühn auf diese Angaben zurück und unterscheidet auch beim Maulwurf dieselben drei Schichten: 1. vergängliche Deckschicht, 2. bleibendes Ektoderm und 3. bleibendes Entoderm. — Mit besonderer Schärfe aber wandte sich Kölliker gegen die Auffassung van Benedens, und zwar zunächst in seiner Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere (Leipzig 1879). Schon auf S. 380 erhebt er Zweifel gegen die Angabe van Benedens, daß von den zwei ersten Furchungskugeln des Kaninchens die eine ausschließlich Ektodermzellen, die andere bloß Entodermzellen liefere und sagt, man müsse noch „genügende Tatsachen" abwarten, die „van Beneden bis jetzt noch nicht geliefert" habe. Mit aller Entschiedenheit aber spricht sich Kölliker gegen van Benedens Ableitung des Mesoderms aus der primitiven inneren Keimschicht, also dem primitiven Entoderm aus. „Diese Behauptung des verdienstvollen Forschers", sagt Kölliker, „ist ganz bestimmt irrig." Er wirft van Beneden vor, daß er die „entodermatischen Furchungskugeln" nicht lange genug verfolgt habe, sonst hätte er sich überzeugen müssen, daß dieselben aus einer anfangs mehrzelligen Schicht ganz allmählich in eine einzellige übergehen, und daß zur Zeit der Bildung des Embryonalflecks die Keimblase in der Gegend desselben überall doppelblätterig und nirgends dreiblätterig ist. Dabei beruft er sich auch auf die Angaben Hensens und Lieberkühns. — So stand es denn um die Deutungen und wohl auch zum Teil um die Beobachtungen van Benedens nicht gut. Ich sage: wohl auch zum Teil um die Beobachtungen, weil es wirklich schwer hält, immer eine scharfe Grenze zu ziehen zwischen dem, was noch Beobachtung, und dem, was schon Deutung war. Hauptsächlich oder vielleicht ausschließlich durch den Angriff Köllikers sah sich van Beneden zur Veröffentlichung seiner neueren Untersuchungen über die Ent-

wicklung des Kaninchens veranlaßt. (Vgl. darüber namentlich: Recherches S. 5). Er meinte, Kölliker habe, als er eine neue Auflage seines Handbuches schrieb, in der Eile, um sich durch eigenen Augenschein zu orientieren, einige Beobachtungen über die Bildung der Keimblase des Kaninchens angestellt und sei dabei zu ganz irrigen Schlüssen geführt worden. Er teilt nun sehr umständlich seine Methoden und die Resultate seiner Beobachtungen mit. Was die Methoden betrifft, so war wohl die wichtigste die Einführung des salpetersauren Silberoxyds in die Untersuchung junger Entwicklungsstadien des Kaninchens. Was die Beobachtungen betrifft, so beginnt er mit der Beschreibung der Metagastrula. Diese sowie die Beschreibung der folgenden Stadien stimmt in allen wesentlichen Punkten mit der Beschreibung in der vorläufigen Mitteilung überein. Von der größten Wichtigkeit war, daß seiner Beschreibung sehr zahlreiche, ungemein sauber ausgeführte Abbildungen beigegeben waren. Wie schon früher, ließ er auch jetzt wieder das „Entoderm" einen „Dotterpfropf" oder „bouchon vittelin" bilden, der an einer beschränkten Stelle die Oberfläche des Keimes berühre. Diese Stelle faßte er, wie früher, als Urmund auf. Der Urdarm sei solid und vollkommen mit den Zellen des Entoderms erfüllt. Es habe sich also im Laufe der Furchung durch Epibolie eine Gastrula gebildet. Kurz nach dem Eintritt des Eies in den Uterus vollziehe sich der Verschluß des Blastoporus. Zu dieser Zeit sei noch kein Blastocoel (van Beneden spricht hier zunächst noch von einer „fente blastodermique") vorhanden. Das, was man allgemein als Furchungskugelrest bezeichnete, nennt van Beneden masse endodermique; diese breite sich an der Innenfläche des Ektoderms zu einer Platte aus, die er zusammen mit dem dieselbe bedeckenden Ektoderm als Gastrodisk (Gastrodisque) bezeichnet. Die mediane Verdickung dieses Gastrodisks sei die Anlage des Embryonalfleckes (tache embryonnaire). Die am Rand des Gastrodisk gelegenen Zellen der entodermalen Zellplatte zerstreuen sich an der Innenfläche des Ektoderms in der Peripherie des Gastrodisks, während in der Mitte die Zellen aneinander haften bleiben und mehrere Zelllagen bilden. Am Beginn des sechsten Tages haben sich die Zellen der peripherischen Zone des Gastrodisks und die tiefen Zellen des zentralen Fleckes, der Anlage des Embryonalfleckes, zu flachen Zellen umgebildet und stellen zusammen ein kontinuierliches Blatt dar, das van Beneden den Hypoblast nennt. Dagegen stellen

die Zellen des zentralen Fleckes, die diese Umbildung in flache Zellen nicht erfahren haben, eine intermediäre Schicht zwischen Ektoderm und Hypoblast dar, eine Schicht, welche van Beneden als Mesoblast bezeichnet. So entwickeln sich also nach van Beneden Hypoblast und Mesoblast beim Kaninchen aus dem primitiven Entoderm. Dadurch sei der Embryonalfleck dreiblätterig geworden; in der Peripherie ist dagegen der Gastrodisk nach wie vor zweiblätterig. Der Rest der Blastocyste sei noch einblätterig. Von jetzt an nennt van Beneden das Ektoderm des Embryonalfleckes Epiblast; ein bestimmter Grund dazu ist aber nicht ersichtlich; er hätte ja früher von Entoderm und Mesoderm statt von Hypoblast und Mesoblast sprechen können. — Der Embryonalfleck, der anfangs kreisförmig war, werde oval und später birnförmig; diese Formänderung sei durch die Entwicklung seines Hinterendes bedingt. Das Hinterende des Fleckes breite sich aus und führe zur Bildung eines Halbmondes. Die Area embryonalis setze sich sodann aus zwei Teilen zusammen. — Der Mesoblast erstrecke sich ursprünglich über den ganzen Embryonalfleck. Am Anfang des siebenten Tages aber finde er sich nur mehr in den Grenzen des Halbmondes, sozusagen am Hinterende und an den Seiten des Embryo. — Die Theorie Köllikers über den Ursprung des Mesoblasts stehe mit den Tatsachen in formellem Widerspruch. Der Hensensche Knoten erscheine vor dem Primitivstreifen, im Zentrum der zirkulären Region. Van Beneden ist der Ansicht und verspricht dies noch in einer späteren Arbeit genauer auseinanderzusetzen, daß der Primitivstreifen in einer rapiden Proliferation der Zellen des mittleren Keimblattes seine Entstehungsursache habe, und daß der verdickte Mesoblast, der ursprünglich vom Epiblast getrennt sei, sekundär längs des Primitivstreifens mit dem Epiblast verschmelze. Das war allerdings eine Ansicht, die von der Köllikers prinzipiell verschieden war.

Besonders scharf und entschieden polemisierte van Beneden gegen Rauber und bezeichnete seine Deutungen als irrig, seine Untersuchungen als ungenügend. Er meinte: „L'insuffisance de ses observations est la cause de l'erreur dans laquelle il est tombé, quand il a considéré, le feuillet externe de la tâche embryonnaire comme étant destiné à disparaître“ (S. 45). Kölliker blieb die Antwort nicht lange schuldig. Schon im Jahre 1882 erschien seine Monographie über „Die Entwicklung der Keimblätter des

Kaninchens"[1]). Er wandte sich nicht mit Unrecht gegen die Art, wie van Beneden seine Beobachtungen kritisiert hatte; aber dennoch erkennt er freimütig an, daß van Benedens Arbeit trotz mancher nicht stichhaltiger Angaben nach vielen Seiten eine ganz vorzügliche sei. Freilich hinsichtlich des Baues der Blastocyste und der Entwicklung des Mesoderms weicht er auch jetzt wieder von van Beneden ab. Wie früher, unterscheidet er auch jetzt an der Area von Keimblasen des fünften Tages von im Mittel 1,5 mm Größe drei Blätter, und zwar: a) die Raubersche Deckschicht, b) eine Schicht mäßig dicker, pflasterförmiger Zellen, die Kölliker mit Rauber und Lieberkühn gegen van Beneden für das bleibende Ektoderm hält, c) das Entoderm aus großen, platten Zellen. Die Rauberschen Deckzellen seien vergänglich und haben mit dem definitiven Ektoderm nichts zu tun; sie entwickeln sich aus der äußeren Wand der Blase, während der Rest der Furchungskugeln zum Ektoderm und Entoderm werde. Das Mesoderm entstehe, wie Hensen und Kölliker schon früher angegeben hatten und wie auch Lieberkühn annahm, erst zur Zeit des Auftretens des Primitivstreifens und einzig und allein aus einer Wucherung des Ektoderms, der Achsenplatte, ohne Mitbeteiligung des Entoderms. Alle Areae ohne Primitivstreifen seien zweiblätterig. „Sowie aber nur die erste Andeutung eines Primitivstreifens auftrete, erscheine eine axiale Wucherung des Ektoderms, die am hinteren Ende der Area beginne und von da nach vorn fortschreite, welche Wucherung in toto als Achsenplatte bezeichnet werde" (S. 35). Später wendet sich Kölliker auch gegen die Deutung einer Keimform als „Metagastrula" und sagt: „Meiner Meinung zufolge ist der Keim der Säugetiere (die Keimblase) von allen bis jetzt bekannten Embryonalformen verschieden und in keiner Weise der Gastraeatheorie anzupassen" (S. 38). — Wir werden sehen, wie sich van Beneden später zu dieser Auffassung verhielt und wie er sich allmählich mit ihr versöhnte. Zuvor aber will ich noch seine im Jahre 1880 zusammen mit Julin in den Arch. de Biol. publizierten Beobachtungen über die „Reifung, Befruchtung und Furchung des Eies der Fledermäuse" kurz besprechen. Von den ersten beiden im Titel genannten Vorgängen war bereits im 1. Kapitel die Rede; hier interessiert uns nur das über die Furchung und die Bildung der Vesicula blastodermica Mitgeteilte. Da heute noch die Be-

[1]) Festschrift zur 3. Säkularfeier der Alma Julia Maximiliana (Würzburg). Leipzig 1882. I. Bd.

obachtungen über die Furchung der Säugetiere zu den wenigst häufigen gehören, sie aber in mancher Hinsicht sehr wichtig sind, will ich die Befunde van Benedens und Julins kurz anführen. Das Zweizellenstadium haben sie zweimal bei Vespertilio dascyemus und einmal bei Vespertilio murinus gesehen; die beiden Blastomeren waren stets von verschiedener Größe; andere Unterschiede aber erwähnen die Autoren nicht. — Ein Ei im Dreizellenstadium haben sie nur einmal, und zwar bei Vespertilio mystacinus, beobachtet; eine der drei Furchungskugeln war bedeutend größer als die beiden anderen und enthielt bereits zwei Attraktionssphären. Die beiden anderen waren untereinander gleich groß, aber in ihrem Aussehen von der großen verschieden. — Vier Blastomeren wurden zweimal (je einmal bei Vespertilio murinus und Rinoloph. ferr. equ.) beobachtet. Zwei Furchungskugeln waren kleiner als die beiden anderen; die zwei kleineren dunkler und bei Vespertilio murinus zugleich körnchenreicher als die großen; auch hatten sie ein mattes glanzloses Aussehen. Van Beneden und Julin ziehen aus ihren Beobachtungen folgende Schlüsse: 1. Wie beim Kaninchen erfährt auch bei den Fledermäusen das Ei eine inäquale Furchung; 2. die kleineren Furchungskugeln enthalten eine Substanz, die von der der großen optisch und chemisch verschieden ist; 3. diese Ungleichheit zwischen den Blastomeren zeigt sich schon im ersten Furchungsstadium; 4. die zwei ersten Blastomeren teilen sich nicht gleichzeitig, sondern nacheinander[1]). Ferner haben van Beneden und Julin eine Blastocyste mit sehr kleiner, auf dem optischen Schnitte halbmondförmigen Höhle beobachtet (der Keim gehörte der großen Hufeisennase an). Es war an ihm eine äußere Zellschicht, die sie als Ektoderm bezeichnen, zu unterscheiden und eine innere Zellmasse (masse cellulaire interne). An einer Stelle war die äußere Zellschicht unterbrochen, und hier füllte die innere Zellmasse die Lücke aus. Die Autoren vergleichen daher diese Form mit der Metagastrula des Kaninchens und meinen, daß der Blastoporus der Fledermaus größer sei als der des Kaninchens, und daß er sich später schließe.

Zum Schlusse folgen noch ein paar ganz kurze Notizen über das Proamnion. Übrigens existiert ein solches bei den Fledermäusen nicht in dem Sinn wie beim Kaninchen, wie van Beneden später selbst gezeigt hat.

[1]) Über die Furchung der Fledermäuse hat in neuerer Zeit van der Stricht Untersuchungen angestellt.

Nun folgten im Jahre 1884 die gleichfalls mit Julin herausgegebenen, außerordentlich wichtigen Untersuchungen über die Bildung der fötalen Anhänge der Säugetiere (Kaninchen und Fledermäuse). In dieser Arbeit vollzog sich hinsichtlich der Ableitung der Keimblätter ein wichtiger Umschwung, der in der Hauptsache darin gipfelte, daß van Beneden seinen Irrtum als „erreur d'interprétation" zurücknahm und sich in allen wesentlichen Punkten, auch hinsichtlich der Ableitung des mittleren Keimblattes, den Ausführungen Köllikers anschloß. Freilich in einer mehr nebensächlichen, das Schicksal der Deckschicht betreffenden Frage konnte er sich nicht entschließen, sich der Meinung Raubers und Köllikers anzuschließen. Er konnte nämlich noch nicht zugeben, daß die Zellen dieser Schicht vollständig zugrunde gehen und verschwinden, sondern betonte, daß er zahlreiche Schnittserien besitze, die deutlich zeigen, daß diese Zellen an der Bildung des definitiven Ektoderms Anteil nehmen. Dagegen zögerte er nicht mehr, die Richtigkeit der Darstellung Köllikers hinsichtlich des Ursprungs des Mesoderms vollkommen anzuerkennen; er sagt: „*L'assise moyenne du stade tridermique primitif n'est pas le mésoderme, comme nous l'avons cru d'abord; mais, conformément à l'opinion soutenue par Kölliker cette couche est toute entière employée à la formation de l'ectoderme du stade didermique.* Comme Kölliker l'a soutenu dès 1879 le mésoderme n'apparait que plus tard; il procède de l'épaississement médian de l'ectoderme, qui constitue la première ébauche de la ligne primitive; et c'est à l'extrémité postérieure de l'embryon que le mesoderme apparait tout d'abord en même temps que la ligne primitive" (S. 396 bzw. 28). — Indessen schließt sich van Beneden nur hinsichtlich der hinteren Partie des Mesoderms der Ansicht Köllikers an; nur hier im Bereiche des Primitivstreifens gehe es (der „Mesoblast") aus dem Ektoderm hervor. In der vorderen Hälfte der Area, zunächst dem Hensenschen Knoten, dann von hier in der Mittellinie nach vorn zu, trete eine Verschmelzung zwischen Mesoblast und Hypoblast ein, und es sei daher für die vordere Partie des Mesoblasts eine Beteiligung des Hypoblasts an seiner Bildung keineswegs auszuschließen, wie denn auch Balfour kurz vorher (1882) eine solche für das Hühnchen angenommen hatte. Wie schon im Jahre 1880 unterschied van Beneden auch jetzt am Embryonalfleck eine vordere kreisförmige und eine hintere halbmondförmige Zone; und dementsprechend auch am Mesoblast eine

vordere und eine hintere Partie. Die vordere entwickle sich um das Vorderende des Primitivstreifens herum; sie erhebe sich von Anfang an in Form eines medianen Lappens von der Mitte der Konkavität des mesodermalen Halbmondes und sehe ganz anders aus als die hintere Partie des Mesoderms. Diese vordere Partie überschreite das Vorderende des Embryonalfleckes nicht. Die Seitenhörner gehören ausschließlich der hinteren Partie desselben an; sie treten vor dem Embryonalfleck später miteinander in Verbindung.

Auch über die erste Entwicklung des Herzens und des Perikards finden sich hier schon die ersten Mitteilungen, wie denn überhaupt in dieser Arbeit manches enthalten ist, was erst in seiner großen nachgelassenen Monographie über den Primitivstreifen und Kopffortsatz, die Chorda und das Mesoderm des Kaninchens und der Fledermaus ausführlich dargestellt ist. Daraus geht hervor, daß van Beneden schon im Jahre 1884, ja wohl schon früher, sehr eifrig mit der Untersuchung der Keimblätterbildung der Säugetiere beschäftigt war.

Den Hauptinhalt der Arbeit bilden aber, wie schon der Titel sagt, die Mitteilungen über die fötalen Anhänge der Säugetiere. In dieser Hinsicht ist zunächst die Beschreibung der von van Beneden so genannten Zone placentaire von Interesse, jener hufeisenförmigen Ektodermverdickung, die sich im Bereiche der Area vasculosa findet und die Hauptursache der Undurchsichtigkeit des Blastoderms in deren Bereich bildet. Van Beneden zeigt, daß dieses „Fer à cheval", wie er die Zone placentaire auch nennt, ungemein früh auftritt und daß es der erste Anfang der fötalen Placenta ist. Nach innen von der Zone placentaire findet sich die Zone centroplacentaire, nach außen die Zone periplacentaire; diese beiden gehen jederseits vor den Enden des Hufeisens ineinander über, bleiben aber vor dem Embryo, also in der Mitte voneinander getrennt. — Wichtig sind sodann die Mitteilungen über die Entwicklung der Allantois, deren erste Anlage so innig mit der Schwanzscheide oder Schwanzkappe des Amnions zusammenhänge, daß man in der Tat von einer „ébauche commune" beider sprechen könne. — Die wichtigste Tatsache aber, die van Beneden und Julin in diesen ihren Studien mitteilen, ist, daß sich um das Kopfende des Embryo anfangs kein Amnion im eigentlichen, strengen Sinne des Wortes bildet. Während das Amnion sonst innen aus Ektoderm, außen aus Somatopleura besteht, wird die Hülle, welche den Kopf des Kaninchenembryo einscheidet, innen zwar auch von Ektoderm, außen dagegen von Ento-

derm gebildet. Es erklärt sich dies daraus, daß anfangs diejenige Zone des Blastoderms, die unmittelbar vor dem Vorderende des Embryonalflecks liegt, lediglich aus Ektoderm und Entoderm besteht, zwischen welche noch kein Mesoderm eingeschoben ist. Es ist dies die jetzt allgemein bekannte mesodermfreie Stelle des Blastoderms. Wenn sich nun der Embryo mit seinem Kopfende nach abwärts senkt, treibt er diese Partie des Blastoderms vor sich her, und sie bildet nun für den Kopf eine zweiblätterige Scheide, die, wie gesagt, von dem eigentlichen Amnion durch die Art ihrer Zusammensetzung wesentlich verschieden ist. Diese Scheide nun nennen van Beneden und Julin Proamnion. Das den Kopf umgebende Proamnion und das den Schwanz und Rumpf einscheidende wahre Amnion haben eine gemeinsame Höhle oder, mit anderen Worten, die Höhle des Proamnions steht mit der Höhle des Amnions in kontinuierlicher Verbindung; die große Öffnung oder die Verbindung zwischen beiden bezeichnen van Beneden und Julin als trou interamniotique. Die ganze Höhle ist, wie aus dem bereits Gesagten hervorgeht, von Ektoderm ausgekleidet; nach außen von diesem folgt im Bereich des Proamnions das Entoderm, im Bereiche des wahren Amnions das somatische Blatt des Mesoderms. Allmählich zieht sich das Proamnion mehr und mehr zurück, während sich das wahre Amnion, das ursprünglich die Schwanzscheide für den Embryo darstellte, immer mehr ausbreitet. So ist also das Proamnion eine vergängliche Bildung, die, sehr stark entwickelt bei Kaninchenembryonen von 10, 11 und 12 Tagen, am 15. Tage der Entwicklung vollständig verschwindet. Van Beneden bespricht dann noch die Ursachen der Rückbildung dieses Proamnions. Es ist ohne Abbildungen kaum möglich, den ganzen Gang der Darstellung und die vielen interessanten Details auseinanderzusetzen. Ich beschränke mich daher auf die Mitteilung der wichtigsten Schlußfolgerungen und allgemeinen Betrachtungen, die van Beneden aus seinen Beobachtungen ableitet. Van Beneden war zweifellos einer der Ersten, die sich über die Ursachen der Amnionbildung überhaupt klar zu werden suchten. Er erblickte die Ursache der Bildung der Amnionhöhle in der absteigenden Bewegung oder dem Descensus (mouvement de descente) des Embryo in die Höhle der Blastocyste, d. h. in seiner progressiven Entfernung von der Schleimhaut des Uterus. Auf der unteren Hälfte der Blastocyste bilden sich vom achten Tage an Ektodermknospen, die sich nie sehr verlängern und nie zu eigentlichen so-

genannten Zotten werden. In der Ausdehnung der Zone placentaire oder des placentaren Hufeisens (fer à cheval placentaire) dagegen erfolgt eine sehr viel mächtigere Verdickung des Ektoderms, indem dieses zu einem geschichteten Epithel mit unregelmäßiger Oberfläche wird, das sich allmählich mit dem modifizierten Uterusepithel fest verbindet. Zwischen der Zone placentaire und der unteren von Ektodermknospen bedeckten Hemisphäre besteht eine intermediäre Zone, innerhalb deren Grenzen das Ektoderm dünn und glatt bleibt. Innerhalb dieser Zone erfolgt keine Verbindung mit der Uterusschleimhaut. — Wenn sich nun der Embryo, nachdem seine Umgebung an die Uterusschleimhaut fixiert ist, in die Tiefe senkt, so wird er dort, wo er von der mesodermfreien Zone umgeben ist, also am Kopfende, von einem bloß aus Ektoderm und Entoderm bestehenden Proamnion, dort dagegen, wo bereits das Mesoderm gut ausgebildet und in zwei Blätter gespalten ist, von einem wahren, aus Ektoderm und Somatopleura bestehenden Amnion bedeckt sein. — Nimmt man nun weiter an, der Descensus des Embryo würde noch viel früher erfolgen, nämlich schon zu einer Zeit, wo der Embryonalfleck noch zweischichtig ist, so würde sich um den ganzen Embryo oder um den ganzen Embryonalfleck herum eine Art Proamnion bilden müssen. Nun ist aber das Proamnion eine eingestülpte Portion der Wand der Blastocyste. An dieser eingestülpten Portion ist das Entoderm nach außen, das Ektoderm nach innen gelegen; es würde also eine scheinbare Blätterumkehr vorliegen, wie sie bekanntlich in so vielen Fällen, vor allem bei den Nagern, vorkommt. Das Kaninchen zeigt also gewissermaßen einen Fall von teilweiser oder inkompletter Blätterumkehr, während diese bei anderen Nagern eine vollständige, komplette ist. — Auf den Versuch van Benedens, die Bildung des sogenannten Trägers zu erklären, kann ich hier nicht eingehen; ich möchte aber bemerken, daß zu jener Zeit die bekannten Arbeiten Selenkas und v. Kupffers bereits erschienen waren, daß also der größte Teil des tatsächlichen Materials, dessen kausales Verständnis van Beneden zu geben versuchte, bereits vorlag. — Van Beneden sucht ferner noch zu zeigen, daß sich ein Proamnion bei allen Säugetieren, deren Entwicklung genauer bekannt ist, findet; ja, er hält es für wahrscheinlich, daß das Schema, das er von der Bildung des Proamnion und Amnion des Kaninchens gegeben hat, auch auf die Gesamtheit der Sauropsiden anwendbar sei. Zum

Schlusse wirft er noch die Frage auf, ob das inkomplette, nur den Kopf einhüllende Proamnion, wie es sich bei den meisten Säugetieren (nach Art der beim Kaninchen beobachteten Verhältnisse) und bei den Sauropsiden findet, die ursprüngliche Bildung oder, wie van Beneden sagt, der primitive Typus der amniotischen Formationen bei den höheren Wirbeltieren sei oder aber das komplette Proamnion, wie es die Säugetiere mit sogenannter Keimblätterumkehr auszeichnet. Dabei neigt van Beneden sehr zu der letzteren Auffassung. Übrigens mahnt er zur Vorsicht. Es sei wenig rationell, in der Entwicklung der heutigen Säugetiere nach dem Urtypus oder der Ausgangsform für die fötalen Anhänge zu suchen. Mit Recht hebt er hervor, daß die Eier der Säugetiere von Eiern mit einer größeren Menge von Nahrungsdotter abzuleiten seien, eine Ansicht, die damals schon allgemein verbreitet war, die ich, nebenbei erwähnt, schon in den siebziger Jahren von Haeckel habe vortragen hören[1]). Zum Schlusse heißt es: „Dans notre opinion, la cause déterminante de la formation de l'enveloppe amniotique réside dans la descente de l'embryon, déterminée elle même par le poids du corps. C'est par une accélération du développement que la cavité amniotique en est venue à se former quand l'embryon ne possède encore qu'un poids insignifiant, quand il est encore une simple lamelle didermique, avant que le mésoblaste se soit constitué. La précocité de la descente de l'embryon a fini par affectes l'apparence d'une simple invagination du blastocyste. Le renversement complet des feuillets tel qu'il se présente chez plusieurs rongeurs et la formation concomitante d'un proamnios complet sont donc le résultat d'une falsification du développement primitif" l. c. S. 425).

Und nun kehren wir wieder zu den Arbeiten van Benedens über die Entwicklung der Keimblätter der Säugetiere zurück. Es wurde oben erwähnt, daß sich im Jahre 1884 bei van Beneden ein wichtiger Umschwung vollzog, indem er seine früheren Ansichten fallen ließ und sich in allen wesentlichen Punkten den Ansichten Köllikers anschloß. Nur insofern glaubte er noch eine von dessen und Raubers Ansicht abweichende Stellung einnehmen zu sollen, als er die Zellen der äußeren oder Rauberschen Schicht nicht vollständig verschwin-

[1]) Es zeigt von sehr geringer Literaturkenntnis, wenn, wie es gar nicht selten geschieht, auf Grund meines Würzburger Vortrages aus dem Jahre 1888 gesagt wird, die Ansicht, daß die Säugetiereier von Eiern mit mächtigem Nahrungsdotter abzuleiten seien, hätte ich zuerst ausgesprochen.

den und zugrunde gehen ließ, sondern meinte, daß sie an dem Aufbau des definitiven Ektoderms beteiligt seien. Es wäre interessant, zu wissen, ob und inwieweit er dabei von der Arbeit Heapes über die Entwicklung des Maulwurfs, die im Jahre vorher erschienen war, beeinflußt war. Wie auch sonst bei van Beneden die Literaturangaben oft nicht sehr vollständig sind, so auch hier; die Arbeit Heapes wird nicht genannt, obwohl sie van Beneden sicher kannte[1]). Das jüngste von Heape untersuchte Stadium war eine sehr typische Metagastrula im Sinne van Benedens, mit einer äußeren Schicht heller kubischer Zellen und einer inneren Zellmasse (inner mass) dunklerer polygonaler Zellen. An einer Stelle, dem Blastoporus van Benedens, war die äußere Zellschicht unterbrochen, und die Lücke wurde durch eine Zelle der inneren Zellmasse ausgefüllt. Während aber van Beneden im Jahre 1880 die beiden Lagen als Ektoderm und Entoderm bezeichnet und aufgefaßt hatte und die Lücke als Urmund oder Blastoporus der Metagastrula, zeigte Heape, daß die sogenannten Entodermsegmente van Benedens dem größeren Teil des Epiblasts des Embryos den Ursprung geben, und daß nicht der Blastoporus der van Benedenschen Metagastrula, sondern, wie schon nach Heapes unzutreffender Angabe Balfour im Jahre 1875 gezeigt habe, der Primitivstreifen dem Urmunde niederer Formen verglichen werden müsse[2]) (S. 415). Der van Benedensche Blsatoporus schwinde später vollständig; wohin er in Beziehung auf spätere Stadien zu verlegen sei, könne man nicht sagen. Die innere Zellmasse trete in Verbindung mit der äußeren Schicht; einzelne an die Höhle der Keimblase angrenzende Zellen derselben lösen sich aus dem Verband ihrer Nachbarn und bilden eine einfache Zellschicht, den Hypoblast. Der Epiblast werde von den übrigen Zellen der inneren Zellmasse und jenem Teil der äußeren Schicht gebildet, der der inneren Zellmasse aufliege. Heape läßt also den Epiblast nicht ausschließlich aus der inneren Zellmasse hervorgehen, sondern an seiner Bildung auch die äußere Zellschicht, also das, was später Hubrecht als Trophoblast bezeichnet hat, beteiligt sein. Ebenso glaubt er, und damit stimmte auch van Beneden

[1]) William Heape, The Development of the Mole (Talpa europaea). The formation of the Germinal Layers and Early Development of the Medullary Groove and Notochord. p. 412—452. 4 Tafeln. Quart. Journ. of Micr. Science, N. S., 23. Vol. 1883.

[2]) Vgl. darüber weiter unten.

im Jahre 1884, ohne Heape zu nennen, überein, daß auch beim Kaninchen die Rauberschen Deckzellen nicht zugrunde gehen, wie Kölliker und Rauber meinten, sondern, daß sie sich zwischen die aus der inneren Zellmasse hervorgehenden Epiblastzellen einordnen. — Was den Mesoblast betrifft, so unterscheidet Heape einen „primitive Streak Mesoblast" und einen „Hypoblastic Mesoblast". Er weicht also hinsichtlich der Entstehung des Mesoblasts von van Benede (1880) „entirely" ab und stimmt mit Kölliker, Hensen und Lieberkühn darin überein, daß er ihn zuerst aus dem Primitivstreifen entstehen läßt; er tritt aber Kölliker insofern entgegen, als er ihn nicht von hinten nach vorn aus dem Primitivstreifen hervorgehen läßt, also nicht zuerst aus dem Endwulst (hindknob), sondern umgekehrt von vorn nach hinten. Wie werden sehen, daß er hierin im Irrtum war. Auch darin wich er von Kölliker ab, stimmte aber mit Lieberkühn und Hensen überein, daß er auch den Hypoblast an der Entstehung des Mesoblasts beteiligt sein ließ. Er stimmte vollkommen mit den Angaben Balfours und Deightons (1882) überein, welche die vordere Portion des Mesoblasts in Form zweier seitlicher Platten vom Hypoblast ableiteten, während der axiale Hypoblast der Chorda den Ursprung gebe. (Damit ist derjenige Teil des Mesoderms gemeint, den ich später, 1888, als gastrales Mesoderm [Mesoderm des Kopffortsatzes] bezeichnet habe.) Heape sagt ferner: „Der Primitivstreifen der Säugetiere ist dem gleichen Gebilde der Vögel homolog, und die Existenz einer solchen Einrichtung, zusammen mit der Anwesenheit eines vollständigen neurenterischen Kanals bei den Säugetieren, ist ein weiteres Beispiel morphologischer Tatsachen, welche Balfour zu dem Schlusse führten (1875), daß der Primitivstreifen der wahre Blastoporus der Wirbeltiere sei" (S. 436). Dazu bemerke ich, daß in der Arbeit Balfours aus dem Jahre 1875 sich keine hierauf bezügliche Bemerkung oder auch nur eine Andeutung findet; wohl aber im Jahre 1882 und im Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte. Der Erste, der die Primitivrinne mit dem Urmund, den Primitivstreifen mit den verwachsenen Urmundrändern verglich, war zweifellos Rauber 1876 (s. u.). — Heape geht aber auch auf das Phänomen der Inversion der Keimblätter ein und sucht zu zeigen, daß die Entwicklung des Maulwurfs eine Mittelstufe einnimmt zwischen dem invertierten Typus, für den das Meerschweinchen ein Beispiel bilde, und dem normalen, wie ihn das Kaninchen zeige. Mit großem Geschick führt Heape

den Vergleich zwischen den früheren Entwicklungsstadien des Maulwurfes, der Maus und anderer Formen durch und illustriert seine Ansichten mit sehr instruktiven schematischen Bildern. Heape vergleicht die lockeren Zellen, die beim Maulwurf die Konkavität des Schildektoblasts (Bonnet) (meines Embryoblasts, s. u.) erfüllen, mit dem „Träger" und meint, der Maulwurf verbinde den normalen Typus, wie er z. B. vom Kaninchen repräsentiert werde, mit dem invertierten, wie ihn Maus, Ratte und Meerschweinchen zeigen. Als prinzipiell könne aber die Differenz zwischen den beiden Extremen nicht angesehen werden.

Ich habe absichtlich diese Arbeit so genau referiert, weil es mir ganz undenkbar erscheint, daß sie auf van Beneden nicht einen mächtigen Eindruck hervorgebracht haben sollte. Ja, ich möchte glauben, daß sie in erster Linie es war, die den zweiten Umschwung in den Ansichten van Benedens über die Bildung der Keimblätter der Säugetiere und damit im Zusammenhang über den Verlauf der Gastrulation bewirkte. — Aber ich muß doch auch noch andere Arbeiten anführen, die hierbei in Frage kommen. Vor allem muß erwähnt werden, daß schon im Jahre 1876 A. Rauber in einer Arbeit über „Primitivrinne und Urmund" (Morph. Jahrbuch, II. 1876) für alle Wirbeltiere das Prinzip entwickelte, „Urmund und Primitivrinne einerseits, Randwulst und Primitivstreifen andererseits in genetische Beziehungen zu setzen". Er nannte eine solche Entwicklungsweise eine „stomatogene". Auf diesen Gegenstand kam er auch im nächsten Jahr in seiner interessanten Schrift über „Primitivstreifen und Neurula der Wirbeltiere" (Leipzig, Engelmann 1877) zurück. Dieser Ansicht schloß sich zunächst Balfour in seinem Handbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte (1880) an, freilich ohne Rauber zu nennen; es ist daher ganz wohl möglich, daß er selbständig auf diese Ansicht geführt worden war. Ausführlicher kam er auf diesen Gegenstand in seiner wichtigen, zusammen mit F. Deighton herausgegebenen „Renewed Study of the Germinal Layers of the Chick" (Quart. Journ. of Micr. Science, Nr. 5, Vol. 22, 1882) zu sprechen[1]). Diese Arbeit war weitaus die beste, über die

[1]) Dagegen ist, wie schon oben erwähnt, in der von Heape zitierten, im Jahre 1875 (Quart. Journ. of Micr. Science, Vol. 15) unter dem Titel „A Comparison of the Early Stages in the Development of Vertebrates" erschienenen Abhandlung Balfours von einem Vergleich zwischen Primitivrinne und Urmund noch keine Rede.

Entwicklung des Mesoderms der Vögel, die bis dahin erschienen war; sie war auch am klarsten in den Schlußfolgerungen. Es muß aber erwähnt werden, daß Balfour außer den zwei Teilen des Mesoderms, die oben angeführt sind und die den von mir später als gastrales und peristomales Mesoderm unterschiedenen Teilen entsprechen, noch ein Mesoderm der Area vasculosa unterschied, von dem er sagte, daß es „is in a large measure developed by a direct formation of cells round the nuclei of the germinal wall". Diese Entstehung von Mesoderm aus dem Entoderm des Keimwalles habe ich stets bestritten. — Von ganz besonderer Wichtigkeit waren noch die Untersuchungen v. Kupffers über „die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbeltiere und die Bedeutung des Primitivstreifens" (Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., 1882 und 1884). Hier unterschied v. Kupffer zuerst bei den Sauropsiden eine dem Dotter aufliegende Zellschicht, der er den Namen Paraderm gab und deren Entstehung er in Beziehung brachte zur mächtigen Ausbildung des Nahrungsdotters; in phylogenetischer Hinsicht sei diese Schicht vom inneren Keimblatte abzuleiten, es sei ein gewissermaßen vorzeitig selbständig gewordener Teil dieses Blattes. Ebenso wichtig aber war, daß v. Kupffer nicht mehr wie bis dahin alle Untersucher, den Primitivstreifen schlechtweg eine ektodermale Bildung sein ließ; vielmehr war er der Ansicht, daß der Boden der Primitivrinne von Zellen ausgekleidet sei, die den Charakter von Entodermzellen besitzen. — Endlich ist noch die ungemein wichtige Arbeit von N. Lieberkühn „Über die Chorda der Säugetiere" aus dem Jahre 1882 (Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., S. 399 u. 438) zu erwähnen, die zweifellos sowohl auf Heape, als auf van Beneden von nachhaltigem Einfluß war. In dieser Arbeit beschrieb er im Kopffortsatz des Meerschweinchens einen Kanal, den er als Chordakanal bezeichnete, und von dem er zeigte, daß er später durch Aufspaltung seiner unteren Wand zur Rinne werde. An der Bildung der Chorda beteilige sich die ganze Wand des Kanals. Später finde sich ein Chordakanal nur noch in der Mitte der Keimscheibe, und schließlich rücke er in den hinteren Teil derselben. Er beschreibt dann auch den Chordakanal beim Maulwurf und vergleicht ihn mit dem schon lange bekannten Canalis neurentericus. Es muß übrigens erwähnt werden, daß Lieberkühn damals die äußere Öffnung des Kanals bei den Säugetieren noch nicht kannte.

Während also Balfour, allerdings beim Hühnchen, die Chorda bloß aus dem dorsalen Teil des Kopffortsatzes des Primitivstreifens hervorgehen ließ, was den Tatsachen zweifellos entspricht, war Lieberkühn mit Hinblick auf das Meerschweinchen der Ansicht, daß die Chorda aus dem ganzen medianen Teil des Kopffortsatzes den Ursprung nehme; nur so wenigstens kann ich seine Angabe verstehen, daß sich die ganze Wand des Kanals an der Bildung der Chorda beteilige. — So war denn einer neuen Auffassung der Gastrulation der Amnioten, und vor allem der Säugetiere, fast nach jeder Richtung hin vorgearbeitet. Nachdem O. Hertwig bei den Amphibien, vor allem beim Triton, die Beziehungen des Mesoderms zum Urmund (Rusconischen After) und zur dorsalen Darmwand klargelegt hatte, war man sich auch über die Beziehungen des Mesoderms der Amnioten zum Primitivstreifen und seinem nach vorn gerichteten Fortsatze (dem Kopffortsatze Köllikers) klar geworden. Man hatte die Primitivrinne mit dem Urmund homologisiert und den Primitivstreifen selbst mit den verwachsenen Urmundrändern; man hatte die Zellen des Bodens der Primitivrinne als Zellen, die dem Entoderm zuzurechnen seien, auffassen gelernt; man hatte endlich gefunden, daß bei den Sauropsiden frühzeitig eine mehr oder weniger geschlossene Zellschicht, das Paraderm, dem Dotter aufgelagert sei. Zu einem vollständigen Bilde der Gastrulation der Amnioten fehlte nur noch, daß man die verschiedenen Ansichten in richtiger Weise aneinanderreihte und vor allem, daß man den Schluß wagte, der Kopffortsatz sei ein Homologon des Urdarmes. Und auch dieser Schluß war schon vorbereitet, nicht bloß durch die Feststellung der Beziehungen des Kopffortsatzes zur Bildung der Chorda und eines Teiles des Mesoderms, sondern ganz besonders auch durch die Entdeckung eines Kanals innerhalb desselben, eines Kanals, der allerdings damals nur bei den Säugetieren nachgewiesen werden konnte und hier den etwas irreführenden Namen „Chordakanal" erhalten hatte. — Und doch war offenbar die richtige Aneinanderreihung und Zusammenstellung der um die Mitte der achtziger Jahre bekannten Tatsachen nicht so leicht, als es uns heute zu sein scheint; sonst hätte van Beneden, als er im Jahre 1886 vor den vereinigten Sektionen für Anatomie und Zoologie auf der 59. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Berlin seine neuen Ergebnisse über die Keimblätterbildung und Gastrulation der Säugetiere vortrug, verstanden werden müssen.

Wohl alle heute noch lebenden Teilnehmer jener denkwürdigen Beratungen erinnern sich an das recht wenig befriedigende Resultat der zwei berühmten „Gastrulasitzungen“ am 21. und 22. September. In der zweiten Sitzung teilte van Beneden die Ergebnisse seiner neuen Untersuchungen über die ersten Entwicklungsstadien des Kaninchens und der Fledermaus (Vespertilio murinus) mit. Ich gebe sie hier nach dem im Anat. Anz. enthaltenen Bericht wieder; sie sind in folgende sieben Paragraphen geordnet:

„1. Le canal cordal que Lieberkühn a découvert chez la Taupe (Talpa europaea) et le Cobaye (Cavia cobaya) se trouve remarquablement développé chez V. murinus, mais n'existe que virtuellement sauf en arrière, chez le Lapin.

2. La voute du canal est formée par une couche des cellules cylindriques disposées en une plaque adjacente et intimement unie à la plaque médullaire au fond du sillon dorsal (‚Rückenrinne‘, sillon médian de van Bambeke). C'est exclusivement au dépens de cette plaque homologue au Chordaentoblast de O. Hertwig que se forme la notocorde.

3. La plaque notocordale se continue à droite et à gauche, avec la couche externe du mesoblaste (somatopleure).

4. Le plancher du canal est formé par une masse cellulaire qui se continue sur les côtés avec la couche profonde du mésoblaste (splanchnopleure). Cette dernière se soud plus tard avec l'hypoblaste sous-jacent, le long de la ligne médiane.

5. Le canal cordal s'ouvre à l'extérieur à l'extrémité antérieure de la ligne primitive chez le Lapin comme chez le Murin. — En avant de cette ouverture la plaque médullaire s'infléchit en dedans pour se continuer avec la plaque notocordale. Cette ouverture répond au futur canal neurentérique.

6. Le sillon primitif est délimité à droite et à gauche par une lèvre suivant laquelle l'epiblaste epaissi se continue avec la couche externe du mésoblaste.

7. Le fond du sillon primitif est formé par une masse cellulaire qui à l'extremité antérieur de la ligne fait saillie au dehors. Elle se continue sur les côtés avec la couche profonde du mésoblaste qui constitue le plancher du canal cordal. Cette masse cellulaire est homologue au ‚Dotterpfropf‘ des Amphibiens.“ Dann heißt es in dem Bericht: „Hieraus folgert van Beneden, daß der Chordakanal der Gastrulaeinstülpung der Amphibien entspreche und daß der

Primitivstreifen dem Blastoporus gleichzusetzen sei. Auch in der Bildung des Mesoblasts und des Coeloms bestehen bei Säugetieren Verhältnisse, die mit denen der Amphibien übereinstimmen." An den Vortrag schloß sich eine Demonstration der Präparate van Benedens über die Entwicklung von Vespertilio und Rückerts über Selachierentwicklung an.

In der nach seinem Tode von Brachet herausgegebenen Monographie van Benedens „De la ligne primitive" usw. schildert dieser auf S. 164 (Archiv 354) den Eindruck, den seine Auseinandersetzungen in Berlin machten, folgendermaßen: „L'exposé que j'ai fait à Berlin des résultats de mes études et des réflexions qu'elles ont provoquées a été peu compris; il n'est pas facile d'embranler des idées ancrées depuis longtemps." Dies ist ganz richtig; die Auseinandersetzungen van Benedens wurden in Berlin nicht oder nur sehr mangelhaft verstanden; auch ich habe sie nur insoweit verstanden, als sie eine Übereinstimmung zwischen der Entwicklung des Mesoderms der Säugetiere und derjenigen der Amphibien (O. Hertwig) und des Amphioxus (Hatschek) erkennen ließen, eine Übereinstimmung, auf die schon Balfour und Deighton in der oben zitierten Abhandlung über die Vögel hingewiesen hatten. Daß die Beobachtungen van Benedens eine Theorie der Gastrulation der Amnioten in sich schlössen oder aus sich ableiten ließen, kam vielleicht niemandem, jedenfalls auch mir nicht zum Bewußtsein. Den Umstand, daß er in Berlin nicht verstanden wurde, hatte aber van Beneden wie mir scheint in erster Linie sich selbst zuzuschreiben; über „idées ancrées" durfte er sich nicht beklagen; geht doch aus dem früher Mitgeteilten hervor, wie begierig man gerade in den achtziger Jahren jede neue Idee aufgriff und wie gern man bereit war, in die Erörterung solcher wichtiger Fragen einzutreten. Aber als van Beneden vortrug, stand man vor einem Rätsel. Alles hatte noch seine Angaben aus den Jahren 1875 und 1880 in Erinnerung; waren diese doch sogar in populäre Bücher, wie in Haeckels Anthropogenie, übergegangen! Gerade der Umstand, daß van Beneden noch im Jahre 1880 so energisch gegen Kölliker aufgetreten war, schien die Annahme zuzulassen, daß die Keimblätterbildung der Säugetiere doch etwas anders verlaufe als Kölliker gemeint hatte. Von van Benedens Rückzug im Jahre 1884 wußten die wenigsten etwas. Er vollzog sich in einer Arbeit, die dem Titel nach bloß Angaben über die fötalen Anhänge der Säugetiere vermuten ließ; nicht einmal

in den Schlußworten war etwas von den Keimblättern gesagt. Und nun kam mit einem Male, ganz und gar unvermittelt, eine ganz neue Darstellung! Warum sagte van Beneden nicht: „Ich habe mich geirrt, die Mesodermbildung verläuft anders als ich dachte, die Gastrulation erfolgt sehr viel später als ich angenommen hatte; die Metagastrula hat mit der Gastrulation nichts zu tun und die Öffnung, die in ihrer äußeren Schicht vorübergehend sichtbar ist, ist kein Blastoporus"? usw. Statt dessen erwähnte van Beneden seine früheren Arbeiten nicht und überließ es seinen Zuhörern, sich mit ihnen abzufinden. War es da zu verwundern, daß sich niemand mehr zurecht fand? So wird man es auch verstehen, daß ich, als ich zwei Jahre später in Würzburg über die Gastrulation und Mesodermbildung der Wirbeltiere vortrug, eine wesentlich neue Auffassung vorzutragen meinte. Als dann van Beneden erklärte, daß er mit meiner Auffassung über die Bedeutung des Primitivstreifens der Amnioten vollkommen einverstanden sei, konnte ich mich darüber nur aufrichtig freuen. Aber erst als er in seinen weiteren Ausführungen auf seine Auseinandersetzungen in Berlin Bezug nahm, wurde mir klar, wie groß die Übereinstimmung zwischen seinen Beobachtungen und Schlußfolgerungen und meinen eigenen war. Indessen war ich sowohl bei meinen Beobachtungen als bei meinen Schlußfolgerungen weiter gegangen als er. Van Beneden suchte die Gastrulation und Keimblätterbildung der Säugetiere auf die der Amphibien zurückzuführen. Meine Untersuchungen dagegen nahmen von den Selachiern ihren Ausgang, also von Formen mit einer Discogastrula (nach der Bezeichnung Haeckels); darauf untersuchte ich die Keimblätterbildung der Vögel und suchte mir darüber klar zu werden, welche Beziehungen sich zwischen dem gleichfalls scheibenförmig ausgebreiteten Keime der Vögel und dem der Selachier nachweisen ließen; erst nachdem ich die Mesodermbildung des Huhnes und der Ente untersucht und hier ganz ähnliche Verhältnisse gefunden hatte wie wenige Jahre vorher Balfour und Deighton, aber mit der ungemein wichtigen und für die allgemeine Auffassung der Gastrulation und Mesodermbildung entscheidenden Ausnahme, daß ich kein Mesoderm von der Peripherie der Keimscheibe den Ursprung nehmen sah, — erst dann glaubte ich ein Verständnis der Gastrulation gewonnen zu haben; und nun erst wandte ich mich an die Säugetiere, um zu erfahren, ob meine Auffassung auch auf sie Anwendung finde. So kam ich denn dazu, für die Amnioten eine neue

Form der Gastrula, die ich als Epigastrula bezeichnete, aufzustellen und zu zeigen, auf welche Wege die Gastrulation der Amnioten auf die der Anamnier zurückgeführt werden könne. Die Geschichte dieses Gegenstandes ist also nicht so einfach, daß man sich über sie mit den Worten hinwegsetzen dürfte: „Cette interprétation (d. h. die Homologisierung des Kopffortsatzes mit dem Urdarm), encore qu'exprimée dans de simples communications préliminaires, a rallié plusieurs embryologistes, notamment C. Rabl" (aus dem Nekrolog Brachets). Denn diese Deutung oder Homologisierung, wenn sie auch zweifellos zuerst in bestimmter Form von van Beneden ausgesprochen wurde, wäre für sich allein ganz unverständlich, ja geradezu unmöglich gewesen (trotzdem ihr schon Balfour und Deighton und nicht minder auch Lieberkühn vorgearbeitet hatten), wenn ihr nicht die von Rauber aufgestellte und begründete und von v. Kupffer und Balfour genauer ausgeführte Homologisierung der Primitivrinne mit dem Urmunde vorausgegangen wäre. Jede weitere, dieser Hypothese angeschlossene Deutung, wie die des zwischen den Lippen der Primitivrinne hervorragenden Zapfens als „Dotterpfropfes", war und ist durchaus nebensächlicher Art. Die Frage aber, wem die Priorität einer Hypothese, an der so viele gearbeitet haben, zuzusprechen sei, ist meiner Überzeugung nach eine durchaus müßige. Mag sie immerhin Brachet einzig und allein zugunsten van Benedens entscheiden wollen: vielleicht ist dies Sache des Geschmacks. Auf keinen Fall aber wird man den Namen Raubers vergessen dürfen, der den Grund zu der ganzen Hypothese gelegt hat. Ich werde übrigens im II. Teil eine Theorie vortragen, welche über alles, was bisher über den Gegenstand gesagt wurde, hinausgeht. — Die Mitteilungen van Benedens auf der Anatomenversammlung in Würzburg im Jahre 1888 betreffen erstens das, was er in der Diskussion zu meinen zwei Vorträgen sagte, wobei er an seinen Berliner Vortrag aus dem Jahre 1886 erinnerte, und zweitens die Erläuterungen zu seinen Demonstrationen. Die letzteren waren wieder zweierlei Art: erstens bezogen sie sich auf die Demonstration von Präparaten über die Kopulation der Geschlechtsprodukte, die Reifung des Eies, den Befruchtungsvorgang und die Mitose bei Ascaris meg., zweitens auf die Erklärung von zwölf von Werner und Winter ausgeführten Tafeln über die Keimblätterbildung, den Chordakanal und die Gastrulation bei den Säugetieren mit spezieller Beziehung auf das Kaninchen und

Vespertilio murinus. Man wird gut tun, sich bei der Lektüre dieser Erklärungen zu vergegenwärtigen, daß sie, geradeso wie auch das in der Diskussion Gesagte unter dem unmittelbaren Eindrucke meiner Vorträge standen[1]). Die wesentlichen Schlüsse, die er aus seinen Untersuchungen über die Gastrulation der Säugetiere zog, waren: 1. die Primitivrinne ist dem Urmund der Anamnia homolog, ein Schluß, den, wie wir gesehen haben, schon im Jahre 1876 Rauber gezogen hatte; und 2. der Kopffortsatz des Primitivstreifens der Säugetiere ist der Gastrula-Einstülpung, also seine Höhle der Höhle des Urdarmes oder Archenteron zu vergleichen. Sehr wichtig und zugleich durchaus neu war seine Auffassung der Höhle der Blastocyste oder Vesicula blastodermica; er sagte von ihr, daß sie „höchstwahrscheinlich" nur eine intracellulare Höhle, oder, richtiger, durch Zusammenfließen solcher Höhlen entstanden sei. „Die progressive Reduzierung des Eies im Zweig der Säugetiere" habe „die immer mehr frühzeitig werdende Umwachsung des Nahrungsdotters bedingt. Bei den jetzigen Formen findet sie schon während der Furchung statt, und der von mir 1875 beschriebene Blastoporus (damit ist der Blastoporus der ‚Metagastrula' gemeint) ist nach meiner jetzigen Meinung dem Dotterblastoporus der Sauropsiden homolog" (S. 712). Es war dies zum erstenmal, daß van Beneden seine frühere Ansicht über den Blastoporus zurücknahm; offenbar war aber damit auch der Vergleich der als „Metagastrula" bezeichneten Keimform mit einer Gastrula aufgegeben. Ich kann der Ansicht, daß der Blastoporus der Metagastrula dem Dotterblastoporus der Sauropsiden homolog sei, wie weiter unten auseinandergesetzt werden wird, nicht zustimmen. Ein ganz wesentlicher Unterschied zwischen der Auffassung van Benedens und meiner eigenen hat immer darin bestanden, daß van Beneden, ähnlich wie Balfour und übrigens auch Rauber, die Primitivrinne durch Verwachsung der Ränder einer Keimscheibe entstehen ließ, die nach dem Typus einer Selachierkeimscheine gebaut war. Nur so kann ich van Benedens Worte auffassen: „Ich teile

[1]) Die Tafeln wurden, um zwei vermehrt, erst in der nachgelassenen Monographie „De la ligne primitive" usw. veröffentlicht; die beiden im Anat. Anz. 1888 mitgeteilten Zeichnungen finden sich auf Tafel XIX, Fig. 2 und 5 dieser Monographie wieder; sie stellen Längsschnitte durch Keime von Vespertilio murinus dar.

die Meinung Balfours, nach welcher die zentrale Lage des Urmundes bei den Sauropsiden und den Säugetieren dadurch entstanden ist, daß das Zusammenwachsen der Ränder der Keimscheibe, woraus das Archenteron auch bei den Selachiern durch Einstülpung sich bildet, immer frühzeitiger stattgefunden hat, so daß die archenterische Anlage bei den jetzigen Amnioten von Anfang an zentral entsteht.“ Ich selbst habe diese Ansicht immer bestritten. Meiner Ansicht nach haben Umwachsungsrand und Urmund einer Sauropsidenkeimscheibe miteinander gar nichts zu tun. In der nachgelassenen Monographie van Benedens ist von dieser Auffassung übrigens nicht mehr die Rede.

Im Jahre 1888 erschienen noch zwei Arbeiten van Benedens, von denen die eine die Fixation der Blastocyste von Vespertilio murinus an der Uterusschleimhaut und die andere die Bildung und den Bau der Placenta derselben Fledermaus zum Gegenstand hatte. Über die Veränderungen der Uterusschleimhaut der Fledermäuse während der Schwangerschaft hat einige Jahre später van Benedens Schüler P. Nolf mehrere ausgezeichnete, auch von den Spezialisten der Placentarforschung rühmend anerkannte Arbeiten veröffentlicht[1]). Wir erfahren von P. Nolf[2]), daß van Beneden ursprünglich selbst die Ansicht hatte, eine vollständige Studie über die Placentation von Vespertilio murinus (mit Tafeln) zu veröffentlichen, daß er aber durch verschiedene Umstände daran gehindert war und daher im Jahre 1893 seinen Schüler Nolf veranlaßte, die Arbeit aufzunehmen. Van Beneden selbst hatte bereits die Untersuchung der Entwicklung der Placenta foetalis bis zu einem gewissen Abschluß gebracht. In der ersten der im Verzeichnis zitierten Arbeiten gibt er zunächst eine allgemeine Beschreibung des Uterus, wobei er dessen freien Rand mit dem Fundus des menschlichen Uterus und den mesometralen mit dessen Seitenrändern vergleicht. Die dem Fundus entsprechende Seite der Uterushöhle ist frei von Drüsen. Sodann geht er zur Beschreibung der Veränderungen der Uterus-

[1]) Ich verweise zugleich auf die zusammenfassenden Arbeiten von H. Strahl „Über die Embryonalhüllen der Säuger und die Placenta“ in O. Hertwigs Handbuch der Entwicklungslehre, Bd. I, Teil II, 1906, und O. Grosser, „Vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Eihäute und der Placenta“. Wien und Leipzig 1909.

[2]) Étude des modifications de la muqueuse utérine pendant la gestation chez le Murin (Vespertilio murinus). Arch. de Biol., Vol. 14, 1896.

schleimhaut in der ersten Zeit der Schwangerschaft über. Die Furchung des befruchteten Eies beginne im Oviduct und vollende sich im Uterus. Wenn die Höhle der Blastocyste auftrete, sei die Zona pellucida schon sehr dünn; sie werde alsbald ganz resorbiert. Die Blastocyste sei im Uterus immer so orientiert, daß der Embryonalfleck nach dem Fundus sehe, also nach dem antimesometralen Rand. Später gehe sie aus der mehr rundlichen Form in die Linsenform über. Man könne dann eine Hémisphère embryonnaire oder supérieure, die dem Fundus zugewendet sei, und eine Hémisphère inférieure unterscheiden. An der oberen, rasch wachsenden Hemisphäre sei sodann der Embryonalfleck und der diesen umgebende Placentarring (l'anneau placentaire) zu erkennen. Im Bereiche dieses Ringes sei der verdickte Epiblast innig mit der Uterusschleimhaut vereinigt, während der Embryo, der in diesem Stadium noch zweiblätterig sei, von der Uterusschleimhaut durch einen Raum getrennt sei, der an Ausdehnung rapid zunehme (die künftige Amnionhöhle). — Nun schwinde das Uterusepithel vollständig in der Partie der Schleimhaut, die dem Placentarring der Blastocyste entspreche. In einer sehr weit zurückliegenden Periode der Entwicklung, wenn die Embryonalanlage in ihrer ganzen Ausdehnung noch zweiblätterig sei, also vor der Bildung des Primitivstreifens und der Placentarzotten, vollziehe sich in der Ausdehnung des Placentarringes, der zu gewissen Zeiten mindestens vier Fünftel des Umfanges der Blastocyste einnehme, eine so innige Vereinigung zwischen dem noch glatten und einheitlichen Epiblast des Embryo und der modifizierten Mucosa propria des Uterus, daß es schwer werde, die Grenzen zwischen den mütterlichen Geweben und der Epiblastschicht des Embryo zu sehen. — Was die zweite Arbeit betrifft, so schildert van Beneden hier die Art, wie die Decke der künftigen Amnionhöhle gebildet werde, anders, als es später (1899 und nachgelassene Schriften) von ihm geschehen ist. Er glaubte nämlich, daß die ursprünglich des Epithels beraubte oder entblößte Mucosa propria des Uterus direkt die Decke der späteren Amnionhöhle bilde. Vom definitiven Amnion trete zuerst die Schwanzscheide auf, und zwar schon kurz nach dem Erscheinen des Primitivstreifens. Dann bilde sich die Kopfscheide, wobei, wie van Beneden im Gegensatz zu seinen früheren Mitteilungen über das Proamnion hervorhebt, bei der Fledermaus an seiner Zusammensetzung das Mesoderm ebenso Anteil habe wie an der der Schwanzscheide. Endlich entstehen, und zwar gleich-

falls aus Ektoderm und Mesoderm, die Seitenscheiden, die zugleich eine Verbindung der Kopf- und Schwanzscheide herstellen. In demselben Maße, als das Amnion über den Rücken des Embryo hinüberwachse verbreitere sich der früher erwähnte Placentarring, bis er endlich, wenn die Öffnung des Amnion sich geschlossen habe, zu einer mit der Konkavität gegen den Embryo gewendeten Scheibe oder Kalotte geworden sei. Damit hänge es auch zusammen, daß die Placenta später nicht die Form eines Ringes, sondern die einer Scheibe habe. — Während anfangs der Mesoblast ungeteilt sei, spalte er sich später in zwei Blätter, von denen das äußere zusammen mit dem placentaren Epiblast die Serosa v. Baers, das innere mit dem Epiblast zusammen das eigentliche Amnion bilde. Beide Schichten sind gefäßlos. Nun geht van Beneden genauer auf die Genese der Placenta ein. An der Bildung der Placenta beteiligen sich das Uterusepithel und die uterinen Drüsen in keiner Weise; jenes degeneriere schon vom Beginn der Schwangerschaft an, und diese fehlen innerhalb der Grenzen der Placentarregion vollständig. Sodann beschreibt er die Veränderungen des Bindegewebes der Uterusschleimhaut und ihrer Gefässe, vor allem de Veränderungen ihres Endothels. Die Capillaren erscheinen zuletzt nur als w a n d l u n g s l o s e Kanäle innerhalb einer mit Kernen durchsetzten protoplasmatischen Substanz. Die Endothelien der größeren Gefäße (Arterien und Venen) dagegen sind noch gut erkennbar, nur werden sie später kubisch und vermehren sich durch Teilung. Die Serosa v. Baers erfahre unterdessen gleichfalls wichtige Veränderungen. Der Epiblast bilde einfache oder verzweigte Sprossen, die in das veränderte Bindegewebe der Uterusschleimhaut eindringen. Diese Sprossen höhlen sich von ihrer Basis her aus, und in das Lumen dringe das Gewebe der Somatopleura ein. Erst später, wenn die Allantois an die Serosa herangetreten sei, bilden sich von ihr aus Gefäße in die Sprossen hinein. Das Blut, das in diesen Gefässen zirkuliere, sei vom mütterlichen Blut durch den mit einer Schicht kernhaltigen Protoplasmas vereinigten embryonalen Epiblast getrennt; das kernhaltige Protoplasma sei aus dem veränderten Bindegewebe der Mucosa hervorgegangen. — Zu keiner Zeit beteiligen sich die Uterindrüsen mit ihrem Sekret an der Ernährung des Embryo. Eine Uterusmilch gebe es bei der Fledermaus nicht, und die Placenta besitze hier keine sekretorische Funktion.

In dem gleichen Jahre (1888) erschien eine kleine Abhandlung van Benedens über scheibenförmige Placenten; es war dies eine briefliche Mitteilung an M. Duval, die von großer Bedeutung ist, wie ja auch Duval gelegentlich seiner Mitteilung in der Sitzung der Gesellschaft für Biologie in Paris nachdrücklich hervorhob. Wie gesagt, hatte van Beneden in den beiden eben besprochenen Arbeiten die Ansicht vertreten, daß das Plasmodium, in welchem die wandungslosen mütterlichen Gefässe liegen, mütterlichen Ursprungs sei, daß es, genauer gesagt, vom Bindegewebe der Uterusschleimhaut abgeleitet werden müsse. Nun aber teilte er Duval mit, daß er diese Ansicht fallen lassen müsse, und daß er sich hinsichtlich des Ursprunges dieser protoplasmatischen, von Kernen durchsetzten Schichten den Ansichten anschließe, die dieser auf Grund seiner Untersuchungen am Meerschweinchen und Kaninchen ausgesprochen hatte. Van Beneden leitet nämlich jetzt, geradeso, wie es schon früher von Duval geschehen war, diese plasmodiale Schicht vom Ektoderm (der couche enveloppante, s. u.) des Embryo ab. Im Anschluß daran teilt er noch eine Beobachtung an einem vier Wochen alten menschlichen Ei mit, die, wie er meinte, seine Auffassung vollkommen bestätigte, und schließt daraus, daß die Festsetzung der Blastocyste beim Menschen ebenso wie bei den Fledermäusen erfolge. Er schlägt für die beiden Schichten, in die sich der Epiblast (die couche enveloppante) teile, die Namen Plasmodiblast und Cytoblast vor (davon wird auch noch bei Besprechung der Arbeit aus dem Jahre 1899 die Rede sein). Duval knüpfte an die Mitteilung des Briefes van Benedens die Bemerkung, es habe sich nunmehr „une véritable révolution“ in unseren Ideen über den Ursprung der histologischen Elemente der Placenta und über die Bedeutung dieses fötalen Organes vollzogen. Er erinnert daran, daß er schon vor einem Jahre in einer mündlichen Mitteilung gesagt habe, daß „le placenta représente à son origine une hémorrhagie maternelle circonscrite ou enkistée par des éléments foetaux ectodermiques (ou épiblastiques)“.

Nun folgte in den Arbeiten van Benedens eine lange Pause, gegen deren Schluß die Monographie über die Anthozoen der deutschen Plankton-Expedition erschien. Endlich im Jahre 1889 erschien van Benedens letzte, bei seinen Lebzeiten herausgegebene größere Mitteilung über die Entwicklung der Säugetiere, die zugleich eine der wichtigsten von ihnen war. Zur Veröffentlichung

dieser Mitteilung dürfte er wohl in erster Linie durch Mathias Duvals in den Jahren 1895 und 1896 erschienenen „Études sur l'Embryologie des Cheiroptères" veranlaßt worden sein. Duval glaubte die ursprüngliche, in den Jahren 1875 und 1880 von van Beneden vertretene Auffassung der Gastrulation und Keimblätterbildung der Säugetiere wiederaufnehmen zu müssen. Wie van Beneden, unterschied auch er eine durch Epibolie entstehende Metagastrula, und wie van Beneden ließ auch er die äußere Schicht dieser vermeintlichen Gastrula zum Ektoderm des Embryo werden. Van Beneden aber hatte, wie schon erwähnt, diese Ansicht schon im Jahre 1886 in Berlin fallen gelassen und seine neue Auffassung im Jahre 1888 in Würzburg genauer erläutert. Es mußte ihm daher daran gelegen sein, kein Mißverständnis aufkommen zu lassen. Er berichtet nun in der erwähnten Abhandlung aus dem Jahre 1899 nicht bloß über die erste Entwicklung des Embryo, sondern auch über die der Placenta. Was die Furchung betrifft, so hält er es für sicher, daß sie wenigstens anfangs inäqual sei. Während sie aber beim Kaninchen zum größten Teil im Oviduct verlaufe, vollziehe sie sich bei der gemeinen Fledermaus zum größten Teil im Uterus, und nur die allerersten Stadien finde man im Oviduct. Solange die Zahl der Furchungskugeln eine geringe sei, liegen alle an der Oberfläche des Keimes und reichen also bis an die Zona pellucida heran; später aber finde man zunächst nur eine oder einige wenige, dann eine größere Zahl von Furchungskugeln in der Mitte des gefurchten Keimes; übrigens sei es sehr schwer, wenn nicht geradezu unmöglich, sich an Schnittserien von gefurchten Fledermauseiern von dem Vorhandensein einer Epibolie zu überzeugen; aber Anzeichen einer solchen seien entschieden vorhanden, und in Anbetracht dessen, was van Beneden beim Kaninchen beobachten konnte, meint er die Möglichkeit, ja sogar Wahrscheinlichkeit einer Epibolie auch für die Fledermaus betonen zu müssen (wie oben mitgeteilt wurde, hatte van Beneden im Jahre 1880 wie für das Kaninchen auch für die Fledermaus eine epibolische Gastrula beschrieben). Sicher sei, daß man in allen Eiern, die am Ende der Furchung angelangt sind, und in denen eine Höhle aufzutreten beginnt, eine kontinuierliche, ununterbrochene peripherische Zellschicht nachweisen könne, die einen inneren Zellhaufen umschließe, der von der äußeren Hülle überall scharf und deutlich getrennt sei. An der Bildung der äußeren Zellschicht (couche enveloppante) beteilige sich die innere Zellmasse

(amas cellulaire interne) in keiner Weise. Die Höhle der Blastocyste (la cavité blastodermique) erscheine nicht in Form einer Spalte, sondern in Form zahlreicher Hohlräume, die allmählich miteinander zu einer einheitlichen Höhle verschmelzen. Die Hohlräume treten nach Art von Vakuolen innerhalb der Zellen der inneren Zellmasse auf, also intracellulär, und zwar nur an einer Seite der inneren Zellmasse, nicht in deren ganzem Umfang. Die Zellen, in denen die miteinander konfluierenden Vakuolen auftreten, differenzieren sich später zu den Zellen des gewöhnlich sogenannten Entoderms oder Hypoblasts, einer Zellschicht, die van Beneden als couche lécithophorale bezeichnet. Genetisch gehöre also diese Zellschicht mit der Flüssigkeit zusammen, die die Höhle der Blastocyste erfülle, und daher nennt van Beneden beide zusammen Lecithophor. Er vergleicht diese Zellschicht, so wie es von mir in den Jahren 1888 und 1889 geschehen war, mit dem Paraderm v. Kupffers und die Flüssigkeit mit dem verflüssigten Deutoplasma, das die subgerminale Höhle erfüllt, und mit dem Nahrungsdotter. Nehme man an, daß bei einem Sauropsiden das ganze Deutoplasma verflüssigt wäre, so würde sich die subgerminale Höhle bis zum vegetativen Pol des Eies (pôle antiembryonnaire) erstrecken. Die Höhle der Blastocyste nennt van Beneden Lecithocèle.

Er geht sodann zur Schilderung der weiteren Entwicklung der „masse cellulaire interne“ über. Dabei betont er, daß er der Erste gewesen sei, der erkannt habe, daß sich die innere Zellmasse, der Furchungskugelrest der Autoren, in zwei Schichten teile, wodurch der Keim vorübergehend dreischichtig werde. Bekanntlich (vgl. o.) wurde die äußere dieser drei Schichten bald darauf von Kölliker als „Raubersche Schicht“ oder auch als „Deckschicht“ bezeichnet. Van Beneden beklagte sich nun, daß diese Schicht ganz allgemein diesen Namen führe, obwohl er ihre Existenz, ihren Charakter und ihren Ursprung bereits im Jahre 1875 genau gekannt und beschrieben habe. Dazu ist aber zu bemerken, daß er in der Deutung der drei Schichten damals nicht glücklich war, indem er die „Raubersche Schicht“ für das definitive Ektoderm und das wirkliche Ektoderm (richtiger den Embryoblast, vgl. u.) für das Mesoderm gehalten hatte. Wie wir gesehen haben, war van Beneden noch im Jahre 1880 sehr entschieden der durchaus richtigen Deutung und Auffassung Raubers und Köllikers entgegengetreten, selbst nachdem letzterer ihn auf seinen Fehler aufmerksam gemacht hatte. Erst im Jahre 1884 gab

er zu, daß er sich geirrt hatte, aber er glaubte auch dann noch betonen zu müssen, daß er zahlreiche Schnittserien besitze, die deutlich zeigten, daß die Zellen der Rauberschen Schicht nicht oder wenigstens nicht ganz zugrunde gehen, sondern daß sie an der Bildung des definitiven Ektoderms Anteil nehmen (vgl. o.). Jetzt läßt er auch diese Ansicht fallen; wenigstens heißt es von diesen Zellen: „Kölliker pense qu'elles degénèrent et je crois pouvoir me rallier à sa manière de voir." — Die Blastocyste nehme nun rasch an Volumen zu und flache sich dabei etwas ab. Stets sei sie so orientiert, daß die embryonale Hemisphäre, d. h. diejenige, die den inneren Zellhaufen enthalte, nach außen gegen den freien oder antimesometralen Rand des Uterus sehe, die antiembryonale gegen den mesometralen. Die innere Zellmasse sondere sich alsbald in zwei Teile, indem die am tiefsten gelegenen Zellen, die an die Höhle der Blastocyste grenzen, sich von den übrigen als zusammenhängende Schicht ablösen. Es ist das diejenige Zellschicht, von der schon oben die Rede war und die van Beneden als couche lécithophorale bezeichnete; den Rest der inneren Zellmasse, der übrigens deren Hauptmasse darstellt, nennt van Beneden bouton embryonnaire, was sich so ziemlich mit der deutschen Bezeichnung Embryonalknoten deckt. Nachdem diese Teilung der inneren Zellmasse in die couche lécithophorale und den bouton embryonnaire erfolgt sei, wachse die erstere rasch über die Grenzen des Embryonalknotens hinaus und schließlich aus der embryonalen in die antiembryonale Hemisphäre der Blastocyste. Nach kurzer Zeit bedecke sie überall von innen die couche enveloppante. Diese letztere sei an der Bildung des Embryonalknotens in keiner Weise beteiligt. In der antiembryonalen Hemisphäre bilde sie zahlreiche, unregelmäßige Papillen, weshalb van Beneden die Hemisphäre auch Hemisphère papillifère nennt. — Später werde die Grenze zwischen Embryonalknoten und couche enveloppante undeutlicher und letztere teile sich im Bereiche der embryonalen Hemisphäre in zwei Schichten: eine äußere, die in den folgenden Stadien das Plasmodium der Placenta liefere, und die van Beneden daher als Plasmodiblast bezeichnete, und eine innere oder tiefere, die den Charakter eines kubischen Epithels beibehalte, und die er daher Cytoblast nannte. (Wie erwähnt, hat van Beneden diese Ausdrücke zuerst in dem Briefe an Duval 1888 gebraucht.) — Nun treten im Embryonalknoten kleine, sehr verschieden gestaltete Höhlen auf, die indessen nie bis an den Lecithophor heranreichen,

sondern von ihm stets durch eine einfache Schicht von Cylinderepithel getrennt bleiben. Die zentralen Zellen des Embryonalknotens gehen allmählich durch Karyolyse zugrunde. Die aus prismatischen oder zylindrischen Zellen bestehende Platte dagegen, die aus dem Embryonalknoten entstanden sei, sei anfangs stark gekrümmt und dabei mit der Konkavität nach außen gewendet; später strecke sie sich mehr gerade und setze sich an ihrem Rand mit der tiefen Lage der couche enveloppante (also mit dem Cytoblast) in Verbindung. Die Höhle, die im Embryonalknoten auftrete, nennt van Beneden la cavité amniotique future, aber manchmal auch einfach cavité amniotique. — Zum Schluß des beschreibenden Teiles gibt van Beneden noch eine kurze Darstellung seiner Beobachtungen über die Bildung der Ektoplacenta. Der Plasmodiblast nehme rasch an Mächtigkeit zu; unmittelbar an seiner Außenfläche verlaufen zahlreiche mütterliche Capillaren. Diese werden allmählich von dem wachsenden Plasmodiblast umschlossen, verlieren ihr Endothel und werden also zu wandungslosen Hohlräumen. Der Cytoblast zeige sich dagegen stets aus prismatischen Zellen zusammengesetzt; später treibe er Knospen in den verdickten Plasmodiblast hinein, diese höhlen sich aus, es dringe das somatische Blatt des Mesoderms in die Knospen hinein, und diese werden alsbald von der Allantois aus vascularisiert. Von da an sei die fötale Placenta mit Zotten besetzt. Diese besitzen also eine bindegewebige, gefäßhaltige Achse, die zunächst von dem aus prismatischen Zellen bestehenden Cytoblast bedeckt sei, der seinerseits wieder eine plasmodiale Hülle von seiten des Plasmodiblasts erhalte. Die Uterusschleimhaut sei an der Bildung der fötalen Placenta und ihrer Zotten in keiner Weise beteiligt. Diese Mitteilungen stimmen in allen wesentlichen Punkten mit den brieflichen Mitteilungen an Duval überein, wenn sie auch in manchen Punkten genauer sind.

Die Decke der künftigen Amnionhöhle werde anfangs von den beiden Schichten der couche enveloppante zusammengesetzt. Später aber finde man nur mehr den Plasmodiblast; der Cytoblast sei geschwunden. Dieser erscheine erst wieder am Rande des Embryonalschildes, mit dem er in Verbindung trete. Möglicherweise seien die Zellen des Cytoblasts der Decke der Amnionhöhle durch Degeneration zugrunde gegangen; übrigens sei es auch sehr wohl möglich, daß sie sich am Aufbau des Plasmodiblasts beteiligt haben; vielleicht

endlich spielen beide Prozesse dabei eine Rolle. Bei der kleinen Hufeisennase bleiben übrigens an der Decke der Amnionhöhle beide Schichten der couche enveloppante erhalten.

In den allgemeinen Betrachtungen stellt van Beneden zunächst aus der Literatur die bis dahin bekannten Fälle zusammen, in denen die „cavité amniotique primitive" durch Aushöhlung eines soliden Embryonalknotens entsteht. Dies sei bei den Primaten mit Inbegriff des Menschen, den Nagern mit Keimblätterumkehr, den Insektenfressern, den insektivoren und frugivoren Fledermäusen und den Huftieren der Fall. Ihnen gegenüber stehen das Kaninchen, die Spitzmaus und Tarsius, bei denen keine Höhle im Embryonalknoten entsteht. Diese Bildungsweise des Amnions habe, da die Tierformen, bei denen sie durch Aushöhlung des Embryonalknotens entstehe, den verschiedensten Ordnungen angehören, und da andererseits dasselbe auch von den Formen gelte, bei denen keine solche Aushöhlung erfolge, gar keinen systematischen Wert. — Sodann betrachtet van Beneden das Schicksal der primitiven Amnionhöhle bei den verschiedenen Formen. Er findet, daß man eine kontinuierliche, fortlaufende Reihe aufstellen könne, die mit den Primaten und den Nagern mit Keimblätterumkehr beginne und durch Formen, wie die gemeine Fledermaus, die Hufeisennase und den Igel zum Maulwurf, Schwein und Hund und von da weiter zum Kaninchen und der Spitzmaus führe, bei welch letzteren überhaupt keine Aushöhlung des Embryonalknotens mehr stattfinde. Er *meint, daß ernste Gründe für die Annahme sprechen, daß nicht der Entwicklungsmodus, wie ihn das Kaninchen zeige, sondern vielmehr ein Modus, der sich dem der Nager mit Keimblätterumkehr näherte, für die Säugetiere als der primäre angesehen werden müsse*, daß die anderen Entwicklungsarten sich aus diesem ableiten, und daß diese schließlich zu jener Vereinfachung geführt haben, die uns das Kaninchen und die Spitzmaus vor Augen führen. — Ich bemerke, ohne schon hier auf eine Kritik dieser Ansicht einzugehen, daß Selenka schon lange vor van Beneden, im Jahre 1884, eine ähnliche, natürlich dem damaligen Wissen entsprechend kürzere Reihe von Formen zusammengestellt hatte, daß er aber das durch das Kaninchen repräsentierte Extrem für den primären Modus, das durch die Nager mit Keimblätterumkehr und vor allem durch das Meerschweinchen charakterisierte Extrem für sekundär abgeändert betrachtete. Van Beneden stützte seine Auf-

fassung auf folgende Gründe: 1. finde man eine Aushöhlung des Embryonalknotens in allen Ordnungen der Säugetiere von den Ungulaten bis zu den Primaten; 2. gebe es sogar beim Kaninchen noch einen Embryonalknoten, obwohl hier keine Aushöhlung desselben mehr stattfinde; und 3. sei die Raubersche Schicht des Kaninchens offenbar eine rudimentäre, der Ektoplacenta der anderen Säugetiere homologe Bildung. Er meinte, der solide Embryonalknoten verdanke seinen Ursprung dem Umstand, daß an Stelle einer ursprünglichen Invagination ein cenogenetischer Prozeß getreten sei. Die Ursache der vorzeitigen Invagination der Area embryonalis bei den ersten placentalen Säugetieren sei einerseits in der progressiven Verkleinerung des Eies, andererseits in seiner Entwicklung innerhalb des Uterus zu suchen. Beides habe einen entscheidenden Einfluß auf die ersten Entwicklungsprozesse gehabt. Der Teil des gefurchten Keimes, der den eigentlichen Embryo zu liefern bestimmt war, habe sich nicht bloß sehr rasch mit einer Ektodermhülle umgeben, sondern es habe auch infolge der geringen Dimensionen des Eies der in Bildung begriffene Embryonalfleck nicht mehr Platz gehabt, sich flach auszubreiten; er habe sich frühzeitig in die Tiefe gesenkt, und die Folge sei eine mehr oder weniger weitgehende Umkehrung der Keimblätter gewesen. — Zum Schlusse hebt van Beneden ausdrücklich hervor, daß die in dieser Arbeit beschriebenen Vorgänge durchwegs der Gastrulation vorausgehen. Die beiden Schichten des zweiblätterigen Säugetier- oder Sauropsidenembryo entsprechen nicht dem Ektoderm und Entoderm des Amphioxus und dürfen daher auch nicht mit diesen Namen bezeichnet werden. Das sei auch der Grund gewesen, weshalb er für dieselben die Ausdrücke Blastophor und Lecithophor gewählt habe. (Alle Namen, deren er sich bedient habe: couche enveloppante, amas interne de l'œuf segmenté, lécithophore, bouton embryonnaire und blastophore hätten ausschließlich objektiven Sinn und präjudizierten nichts in Beziehung auf die morphologische Bedeutung der Formationen, auf die sie sich beziehen)[1].

Ich habe diese Arbeit van Benedens nicht bloß deshalb so ausführlich besprochen, weil sie eine der wichtigsten ist, die überhaupt über Säugetierentwicklung vorliegen, sondern auch, weil ich später, im II. Teil dieser Arbeit, auf ihr weiterbauen werde.

[1]) Das kann von den Ausdrücken Blastophor und Lecithophor, strenge genommen, nicht gelten.

Bald nach der Abhandlung van Benedens erschien im Anat. Anz.[1]) eine Notiz A. Raubers unter dem Titel: ,,Ein Wort der Entgegnung an E. van Beneden" und in unmittelbarem Anschluß daran van Benedens Antwort. Von dem Inhalt der Reklamation Raubers war bereits die Rede und ebenso von den Gründen, welche mich bestimmen, in dieser Frage Rauber recht zu geben.

Kurze Zeit vor van Benedens letzter großer Arbeit über die erste Entwicklung der gemeinen Fledermaus war gleichfalls im Anat. Anz. ein kleiner Aufsatz desselben über die Existenz eines Canalis archentericus beim Menschen erschienen. Veranlaßt war die Mitteilung durch einen kurz vorher erschienenen Aufsatz Éternods über die ersten Stadien des Blutkreislaufes beim Menschen, in welchem dieser Forscher bei einem sehr jungen menschlichen Embryo eine Bildung beschrieb, die er geneigt war, für einen ,,Chordakanal" zu halten. Van Beneden bestritt diese Auffassung auf Grund seiner Untersuchungen an der Fledermaus sowie auch seiner ihm vom Grafen Spee gestatteten Nachuntersuchung des von diesem beschriebenen jungen menschlichen Embryo und kam dabei zu dem Schlusse, daß es sich bei der von Éternod beschriebenen Bildung nicht um die erste Anlage, sondern um die letzten Spuren jenes Kanales gehandelt habe[2]). Im Anschluß daran beschrieb van Beneden wieder die Zusammensetzung der Wände des canal archentérique und die Eröffnung des Kanals in die Höhle der Blastocyste. Die dorsale Wand, welche später die Chorda liefere, bezeichnet er als plaque notochordale, die ventrale, die den Boden des Kanals oder des Urdarmes bilde, als plaque entérique. Diese verschmelze später mit dem Lecithophor zur plaque lécitho-entérique. Und diese wiederum spalte sich nach der Höhle der Blastocyste zu auf, und zwar so, daß zunächst nur vorn und hinten, also entsprechend dem spä-

[1]) Anat. Anz., 26. Oktober 1899, 16. Bd., S. 523.

[2]) Aug. Éternod, Premiers stades de la circulation sanguine dans l'œuf et l'embryon humain (Anat. Anz., 20. Dez. 1898, 15. Bd.). — Der Kanal, den Éternod für das mögliche Homologon des Chordakanals hielt, war, wie auch van Beneden meint, sicher nur ein Canalis neurentericus, entsprach also nur dem hintersten Ende eines Canalis archentericus oder Chordakanals. Im folgenden Jahr kam Éternod auf den Gegenstand wieder zurück: ,,Il y a un canal notochordal dans l'embryon" (Anat. Anz., 16. Juni 1899, 16. Bd.). An dem jüngsten von ihm hier beschriebenen Embryo waren sicher sowohl vorn als hinten Reste eines ,,Chordakanals" vorhanden.

teren Pharynx und dem Canalis neurentericus, Reste davon erhalten bleiben. Die Plaque lécitho-entérique falle dabei einer „Resorption" anheim (S. 355). Diese Auffassung halte ich für durchaus unhaltbar, und sie steht auch mit der in der nachgelassenen Monographie über die Entwicklung des Kaninchens und der Fledermaus ausgesprochenen und vertretenen Auffassung im Widerspruch. Von einer Resorption der ganzen ventralen Wand des Urdarmes kann meiner Überzeugung nach keine Rede sein; dafür spricht auch nicht eine einzige Beobachtung. Es kann sich höchstens um eine teilweise Resorption handeln, und zwar nur um eine Resorption der Mitte der ventralen Wand am Vorderende, nicht aber der beiden Seitenteile. Eine völlige Resorption der ganzen plaque lécitho-entérique würde auch mit der von van Beneden selbst so lebhaft vertretenen Auffassung der Bedeutung des Kopffortsatzes als der Anlage des Urdarmes (ébauche archentérique) im Widerspruch stehen. Vielleicht handelt es sich also nur um einen Fehler im Ausdruck.

Zum Schluß erwähnt van Beneden noch die Inauguraldissertation von Carius[1]), unterläßt es aber, daran zu erinnern, daß ich schon im gleichen Jahr (1888) in Würzburg die Bedeutung des Kopffortsatzes für die Entwicklung der Chorda, des Mesoderms und des Darms für alle Amnioten, mit besonderer Beziehung auf das Huhn und das Kaninchen, dargetan hatte.

Bevor ich zur kritischen Besprechung der nach van Benedens Tode von Brachet herausgegebenen Arbeiten übergehe, muß ich noch eines Vortrags Erwähnung tun, den van Beneden im Jahre 1894 auf der Versammlung der British Association in Oxford hielt. Leider ist derselbe nie im Druck erschienen, und ich kann nur nach den Mitteilungen referieren, die sich in mehreren Abhandlungen Hubrechts darüber finden. In seiner Abhandlung über die Furchung

[1]) Friedr. Carius, Über die Entwicklung der Chorda und der primitiven Rachenhaut bei Meerschweinchen und Kaninchen. Marburg 1888. Carius war zu jener Zeit Assistent Strahls. Die ausgezeichnete Arbeit ist auf Anregung und unter der Leitung Strahls ausgeführt. Carius gab in ihr eine vorzügliche Darstellung der Entwicklung des Kopffortsatzes und des von Lieberkühn so genannten Chordakanals sowie von dessen Beziehungen zur Entwicklung der Chorda. Was seine Auffassung der Beobachtungen betrifft, so wird es gut sein, damit die Bemerkungen Strahls im Anschluß an meinen Vortrag und an van Benedens Darstellung, Würzburg 1888, nachzusehen.

und Keimblätterbildung von Tarsius spectrum aus dem Jahre 1902 erzählt Hubrecht, van Beneden habe in Oxford eine Theorie aufgestellt, nach der „ein parallel der Mundscheibe in die Länge gezogenes, actinienartiges Tier mit einem Urchordat“ verglichen wurde. Dieses „actinienartige Tier“ sei durch die Verlängerung bilateral-symmetrisch geworden, es habe im Innern eine metamerische Abkammerung gezeigt und wenn es, statt am Boden festsitzen zu bleiben, eine plagische Lebensweise angenommen hätte, so würde es zur Ausbildung eines Kopfes gekommen sein, der zu dem übrigen, nunmehr als Rumpf erscheinenden Körper in einen gewissen Gegensatz getreten wäre. Aus der Nervenschicht der Mundplatte wäre die Anlage eines Gehirns und in dessen Verlängerung eines bilateral-symmetrischen Rückenmarkes entstanden usw. (S. 69). — „Mit diesem Tier — meint Hubrecht, — nicht mit der auch ihm in der Ontogenese vorangehenden Gastrula, soll man die Wirbeltiere vergleichen, welche sich in jenem ontogenetischen Stadium befinden, wobei (soll richtiger heißen: in welchem) Chorda und Somiten angelegt werden.“ Hubrecht hat eine ganz ähnliche Hypothese entwickelt und mehrmals, zuletzt in seinem Buch über „die Säugetierontogenese“ (1909) ein „Schema dieses vermactinialen Stadiums in der Vertebratenphylogenese“ entworfen. Über diese Theorie van Benedens berichtet auch Brachet in seinen einleitenden Bemerkungen zu der von ihm herausgegebenen Monographie über den Primitivstreifen. Er teilt mit, daß van Benedens Arbeiten über die Entwicklung der Säugetiere parallel mit solchen über die Morphologie und Entwicklung der Anthozoen einhergingen. Dabei sei er dahin geführt worden, die Phylogenese der Chordaten von einem neuen Gesichtspunkte aus zu betrachten und in den heute lebenden Cerianthiden (Hexakorallen) Formen zu erblicken, die den gemeinsamen Stammformen der Cephalo- und Urochordaten einerseits und der Wirbeltiere andererseits sehr nahe standen. Er glaubte im peribuccalen Nervenring gewisser Anthozoen ein Homologon des Zentralnervensystems der Chordaten erblicken zu dürfen, sowie er auch Homologien zwischen dem eingestülpten Pharynx der Cerianthiden mit der Chorda und der Radialkammern mit dem Mesodermsäckchen nachweisen zu können glaubte. — Van Beneden selbst hat sich darüber, abgesehen von jenem leider nicht im Druck erschienenen Vortrag, dreimal geäußert. Zuerst ganz kurz auf S. 154 (Archiv 344) der zitierten nachgelassenen Monographie, und zwar in dem Teil,

der sicher im Jahre 1889 geschrieben ist. Hier schreibt er, daß die Coelomhöhlen (les cavités coelomiques, ein namentlich auch in Deutschland oft gebrauchter Pleonasmus) der höheren Metazoen morphologisch gleichwertig den Mesenterialkammern (cavités mésentériques) der Actinozoen seien. Dieser Gedanke wird dann etwas weiter ausgeführt, ohne daß aber Beweise für eine solche Homologie beigebracht werden. Dazu muß bemerkt werden, daß schon, wie übrigens van Beneden später (S. 167) (Archiv 357) selbst erwähnt, Selenka in den Jahren 1883 und 1884 ähnliche Gedanken ohne weitere Begründung ausgesprochen hatte. Der Vergleich der Coelomdivertikel des Amphioxus (Hatschek) und der Amphibien (O. Hertwig) mit den Mesodermanlagen der Amnioten und speziell auch der Säugetiere einerseits und den Radialkammern der Coelenteraten andererseits lag damals sozusagen in der Luft. Am ausführlichsten hat sich van Beneden über diese Theorie in einer im Jahre 1891, also drei Jahre vor dem Oxforder Kongreß, erschienenen Arbeit über Arachnactis geäußert (Recherches sur le développement des Arachnactis. Contribution à la morphologie des Cerianthides. Arch. de Biol. XI. 1891). Diese Arbeit scheint Hubrecht entgangen zu sein. Wenn sie nun auch nicht in den Rahmen dieser Mitteilungen fällt, so kann ich doch nicht umhin, auf die Stellen aufmerksam zu machen, die sich auf die erwähnte Theorie beziehen. Wir erfahren da, daß schon Sedgwick und Caldwell die Mundscheibe der Actinien mit ihren Tentakeln mit der Neuralseite der Anneliden, Arthropoden und Chordaten verglichen hatten. Van Beneden ist nun, wie die genannten Autoren, der Ansicht, daß der Mund der Cnidarien der Blastoporusspalte (la fente blastoporique) der gegliederten Tiere (Artiozoaires) homolog sei. Die Coelomdivertikel, welche, ontogenetisch gesprochen, die Ursache der Segmentierung seien, entsprechen den Mesenterialkammern der Anthozoen, und die intersegmentalen Scheidewände wären demnach den „Sarcosepten" vergleichbar (l. c. S. 119). Diese Ansicht wird dann weiter entwickelt und zu begründen versucht. Ja, van Beneden geht so weit, daß er eine arachnactisähnliche Ur- oder Stammform für alle genannten Tiergruppen konstruiert und diese in Seitenansicht und Horizontalprojektion vorführt. Er bezeichnet als Cerianthula ein Embryonalstadium, welches auf die Gastrulation folge und sich durch die Anwesenheit einer gewissen Zahl von Coelomdivertikeln charakterisiere, die symmetrisch rechts und links verteilt seien und den Aus-

gangspunkt für die Metamerisation gebildet haben. So wird van Beneden zu der Ansicht geführt, daß die Mesodermsegmente bei allen gegliederten Tieren (Anneliden, Arthropoden und Chordaten) ein und dieselbe morphologische Bedeutung besitzen und überall von der Scheidewandbildung des „Coelenteron“ bei den Anthozoen abzuleiten seien. Mit anderen Worten, van Beneden glaubte, daß Organismen, die nach Art der heute lebenden Cerianthiden gebaut waren, die Ausgangsformen für die Anneliden, Arthropoden und Chordaten gebildet haben, und daß das Stadium der Cerianthula, welches man im Laufe der ontogenetischen Entwicklung der Tiere mit metamerischem Bau beobachte, seine Entstehungsursache in jenen cerianthidenähnlichen Vorfahren gehabt habe. — Endlich kam van Beneden auf diese Untersuchungen noch in seiner großen Monographie über „die Anthozoen der Plankton-Expedition“ (Kiel und Leipzig 1898) zurück. In der Tat sind die Beobachtungen, die van Beneden hier über den Bau und die Entwicklung der Cerianthiden mitteilt, so merkwürdig und — dem Scheine nach — so beweisend, daß sich vielleicht mancher nur schwer seiner Schlußfolgerungen wird erwehren können. Vor allem ist es die „mitigierte bilaterale Symmetrie“, die Art des Wachstums des Körpers, das paarweise Auftreten der Organe, der Umstand, daß jedes neue Paar hinter dem vorher gebildeten entsteht, was für den Vergleich van Benedens zu sprechen scheint. — Hoffentlich wird die in Aussicht gestellte nachgelassene große Arbeit van Benedens über die Cerianthiden weitere Aufschlüsse über diese interessante und bestrickende Theorie bringen.

Von den zwei nachgelassenen Arbeiten van Benedens behandelt die erste die Furchung und die Bildung der Höhle der Blastocyste und des zweiblätterigen Embryo der gemeinen Fledermaus (Vespertilio murinus; Murin). Leider fanden sich im Nachlaß nur fünf Tafeln (mit zusammen 68 Figuren), aber keine Spur eines begleitenden Textes. Da sich die Tafeln lediglich auf die erwähnten Gegenstände bezogen, darf mit Sicherheit geschlossen werden, daß van Beneden ursprünglich die Absicht hatte, der im Jahre 1899 im Anatomischen Anzeiger veröffentlichten Mitteilung eine ausführliche Darstellung folgen zu lassen; jene hatte also nur die Bedeutung einer vorläufigen Mitteilung, sowie denn überhaupt die meisten Arbeiten van Benedens, die die erste Entwicklung der Säugetiere behandeln, vorläufige Mitteilungen waren. Brachet konnte also der Abfassung

eines Textes in erster Linie jene vorläufige Mitteilung zugrunde legen; ferner trugen die Skizzen der nach Totalpräparaten gezeichneten Furchungsstadien einige Bemerkungen, und endlich standen Brachet sämtliche Schnittserien zur Verfügung. Mit richtigem Takt hat sich Brachet der Hauptsache nach auf eine Figurenerklärung beschränkt. Vielleicht wäre es aber noch besser oder wenigstens für den Leser angenehmer und instruktiver gewesen, wenn er die Figurenerklärung etwas kürzer gehalten und dafür die Mitteilung aus dem Anat. Anz. in extenso zum Wiederabdruck gebracht hätte. Wenn Brachet selbständige Schlüsse aus den Tatsachen ziehen zu dürfen glaubte, so ist dies gewöhnlich zwischen Klammern geschehen[1]).

Brachet teilt die Mitteilungen in zwei Kapitel: Das erste behandelt die Furchung und die Bildung der Höhle der Blastocyste (cavité blastodermique), das zweite die Bildung des zweiblätterigen Embryo und der primären Amnionhöhle. Da alles Wesentliche in jener vorläufigen Mitteilung aus dem Jahre 1899 enthalten ist, beschränke ich mich auf ein paar Bemerkungen. Aus dem ersten Kapitel hebe ich hervor, daß Brachet aus den von ihm mitgeteilten Tatsachen den Schluß ziehen zu dürfen glaubt, daß das Ei der Fledermaus schon in den ersten Furchungsstadien, ja sogar schon im ungefurchten Zustande eine deutliche bilaterale Symmetrie zur Schau trage. Van Beneden selbst hat in seiner vorläufigen Mitteilung davon nichts gesagt, obwohl er dem Gegenstand zweifellos, wie auch aus den Bemerkungen über Roux', Grobbens, Boveris, Wilsons u. A. Beobachtungen, sowie über die Ergebnisse seiner eigenen zusammen mit Julin angestellten Untersuchungen an Clavelina hervorgeht, stets die größte Aufmerksamkeit geschenkt hatte. Wenn er auf S. 307 sagt: „J'ai la conviction, que ce n'est que par l'étude des œufs entiers que l'on a chance de pénétrer plus avant dans la connaissance de la segmentation chez les Mammifères placentaires", so ist meiner Ansicht nach hierin das Geständnis enthalten, daß es ihm selbst bis dahin nicht gelingen wollte, über die Frage nach der bilateralen Symmetrie des Säugetiereies und der bilateralen Symmetrie der Furchung ins Reine zu kommen. Man vergleiche übrigens mit dem Gesagten meine Bemerkungen im I. und IV. Kapitel dieser Abhandlung, soweit sie die Symmetrie des Eies und der Furchung betreffen.

[1]) Bedauerlicherweise sind die für lithographische Wiedergabe bestimmten Tafeln durch Phototypie vervielfältigt worden.

Im Résumé des ersten Kapitels sagt Brachet, man müsse aus den Beobachtungen van Benedens den Schluß ziehen, daß die Elemente des inneren Zellhaufens, die später zur couche lécithophorale werden, „par un véritable acte de sécrétion" die Flüssigkeit liefern, die die Höhle der Blastocyste erfülle. Nach meinen früheren Auseinandersetzungen kann ich mich mit dieser Auffassung Brachets durchaus einverstanden erklären; es ist aber zu beachten, daß sie über das von van Beneden Gesagte entschieden hinausgeht; denn bei diesem ist nur von einer Konfluenz intracellulär aufgetretener Vakuolen, nicht aber von wirklicher Sekretion die Rede.

Was die Bedeutung der beiden ersten Furchungskugeln betrifft, so hatte schon van Beneden in seiner vorläufigen Mitteilung (1899) seine ursprüngliche Auffassung, daß die eine der couche enveloppante, die andere der masse cellulaire interne den Ursprung gebe, als eine bloße Meinung (opinion) erklärt, und es geht daher wohl sicher nicht über van Benedens Auffassung hinaus, wenn Brachet in dem eingeklammerten Teil seines Résumés hervorhebt, daß jede der beiden ersten Furchungskugeln Anteil an der Bildung beider genannten Formationen nehme[1]). — Aus dem zweiten Kapitel hebe ich hervor, daß Brachet mit Recht die Tatsache betont, daß schon in jungen Stadien des zweiblätterigen Keimes das untere Blatt oder die couche lécithophorale in der vorderen Hälfte der Embryonalanlage erheblich dicker ist, als in der hinteren, wodurch sich diesem Teil der Blastocyste schon vor dem Auftreten des Primitivstreifens eine deutlich bilaterale Symmetrie aufpräge. Nicht unzweckmäßig ist es auch, daß Brachet mit Nachdruck darauf hinweist, daß erst durch die Untersuchungen van Benedens der Ursprung der beiden wesentlichen Bestandteile der Ektoplacenta, des Cytoblasts und des Plasmodiblasts, über allen Zweifel sichergestellt worden sei. Vorbereitet war diese Auffassung allerdings schon durch die Arbeiten Duvals, wie auch aus dem oben zitierten Briefe van Benedens an diesen hervorgeht und jener stets anerkannt hat.

Nun folgte im Jahre 1912, gleichfalls van Brachet herausgegeben und eingeleitet, die zweite nachgelassene Arbeit van Benedens: eine

---

[1]) Nebenbei bemerke ich, daß Brachet meint, im Zweizellenstadium stehe die Symmetrieebene senkrecht auf der Furchungsebene. Diese Ansicht halte ich bis zu einem gewissen Grade für richtig. Die erste Furchungsebene steht wohl sicher nicht sagittal, sondern quer; aber wohl sicher nicht senkrecht zur Medianebene, sondern schief.

Monographie im besten Sinne des Wortes. Sie handelt vom Primitivstreifen, dem Kopffortsatz, der Chorda und dem Mesoblast des Kaninchens und der gemeinen Fledermaus (Murin). Diese Arbeit, die unstreitig zu den besten van Benedens gehört, hatte ein sehr merkwürdiges Schicksal. Wie Brachet mitteilt, war sie zum größten Teil (ungefähr sieben Achteln) in den Jahren 1888 und 1889 geschrieben worden; ja, die ersten 175 Seiten waren bereits im Jahre 1889 gedruckt. Wie schon mitgeteilt, hatte van Beneden die bei Werner und Winter lithographierten Tafeln auf dem Anatomenkongreß in Würzburg im Jahre 1888 demonstriert. Es fehlte nur noch das Schlußkapitel. Nun hat Brachet aus den handschriftlichen Notizen van Benedens ein solches zusammengestellt. Er schreibt darüber: „J'ai trouvé, dans les nombreuses notes manuscrites qui m'ont été confiées tout les éléments nécessaires pour achever la rédaction de ce mémoire sans trahir, dans la forme ou dans le fond, la pensée de l'auteur." In Anbetracht der tiefen und aufrichtigen Bewunderung und Verehrung, die Brachet seinem Lehrer zollte, wird ihm gewiß niemand hieraus einen Vorwurf machen; ja, man wird anerkennen müssen, daß er es verstanden hat, seine eigene Auffassung der Gastrulation der Wirbeltiere, die derjenigen van Benedens direkt zuwiderläuft, zurückzustellen und das Schlußkapitel so zu schreiben, als ob er mit van Benedens Auffassung einverstanden wäre. Und doch wäre es nach meinem Dafürhalten sehr viel besser gewesen, Brachet hätte die ihm zur Verfügung gestellten Notizen einfach ohne jede Bemerkung abdrucken lassen. Meiner Meinung nach hat van Beneden die Seiten 7 bis inklusive 176, also 169 Seiten, geschrieben; das übrige stammt von Brachet. Weiter bemerke ich, daß höchstwahrscheinlich nur die kleinere erste Hälfte des ersten Teiles der Abhandlung, also desjenigen Teiles, der die Entwicklung des Kaninchens betrifft, vor der Anatomenversammlung in Würzburg geschrieben ist, nicht aber die zweite Hälfte und der ganze zweite Teil; es ist nicht unwichtig, das zu beachten. Als dann am 4. Oktober 1889 das Heft des morphologischen Jahrbuches, in welchem der erste Teil meiner Theorie des Mesoderms enthalten war, erschien, legte van Beneden seine schon soweit gediehene Arbeit beiseite, ohne das fehlende Schlußkapitel zu schreiben. Brachet teilt mit, daß das Erscheinen meiner Arbeit van Beneden veranlaßt habe, von der Veröffentlichung seiner Monographie abzusehen. Mir persönlich hat

van Beneden nie etwas davon gesagt. Ein zweiter Grund für die Nichtveröffentlichung sollen nach Brachet van Benedens oben erwähnte Studien über die Entwicklung und den Bau der Cerianthiden gewesen sein.

Ich bedauere aufrichtig, unbewußterweise der Grund jenes Verzichtes van Benedens gewesen zu sein. Seine Arbeit würde sehr wesentlich dazu beigetragen haben, unserer Auffassung der Gastrulation und Mesodermbildung Geltung zu verschaffen. Wenn sich auch seine Untersuchungen ausschließlich auf die Säugetiere beschränkten und er nie über die Untersuchungen dieser Wirbeltierklasse hinausgegangen zu sein scheint, so fußten sie doch auf einem ungemein reichhaltigen Material, einem Material, mit dem sich das damals von mir gesammelte und untersuchte in keiner Weise vergleichen ließ. Allerdings hat mir damals auch ein glücklicher Zufall vorwärts geholfen; erstens ist mir keine einzige Serie mißglückt und zweitens waren gerade von den jüngsten Kaninchenembryonen, die ich untersuchte, nicht zwei genau gleichen Alters, schlossen sich aber so dicht aneinander an, daß sie, vorausgesetzt natürlich, daß sie normal waren, ein gutes Gesamtbild gaben. Meine Arbeit hat gezeigt, daß es bei einer Untersuchung keineswegs immer auf die Reichhaltigkeit des Materials ankommt, daß vielmehr für ihr Gelingen sehr viele, oft ganz unscheinbare Zufälligkeiten, die wir nicht in unserer Gewalt haben, entscheidend sein können.

Was nun den Inhalt dieser letzten großen Arbeit van Benedens betrifft, so zerfällt sie in drei Teile: der erste behandelt die Entwicklung des Kaninchens, der zweite die Entwicklung der gemeinen Fledermaus und der dritte enthält allgemeine Betrachtungen und Schlußfolgerungen (Conclusions, Diskussion, Reflexions).

I. Teil. Wie schon lange bekannt, ist die Area embryonalis (Embryonalschild) anfangs rund, mit schärferem vorderem Rande, und wird später durch Auswachsen des hinteren Randes birnförmig. An einer solchen birnförmigen Area unterscheidet van Beneden zwei Regionen oder Bezirke: eine vordere Pars circularis und eine hintere Pars triangularis. In der Entwicklung des Primitivstreifens unterscheidet van Beneden vier Stadien: das erste ist charakterisiert durch das Auftreten des Endwulstes oder Endknotens (von Kölliker zuerst beschrieben, nœud postérieur) am Hinterrande des Schildes. Das zweite ist charakterisiert durch das Auftreten eines dunklen, die hintere Hälfte oder die zwei hinteren Drittel des Schildes durch-

ziehenden Streifens, der vorn mit einem Knoten (Hensenschen Knoten) endigt. Im dritten erscheint auf dem Primitivstreifen ein heller Streifen, die Primitivrinne. Das vierte endlich ist durch die Rückbildung des Streifens charakterisiert. Van Beneden bestreitet Köllikers Angabe, daß der Primitivstreifen vom Endwulst aus nach vorn wachse, um hier schließlich mit der Bildung des Hensenschen Knotens zu endigen. Er findet vielmehr (S. 17), daß Endwulst und Hensenscher Knoten entweder gleichzeitig oder, wie erwähnt, jener ein wenig früher als dieser erscheine[1]). Dann wachse der Primitivstreifen vom Hensenschen Knoten nach hinten und vom Endwulst nach vorn. Beide Teile des Streifens vereinigen sich an der Grenze zwischen Pars circularis und Pars triangularis des Schildes. Wenn der Primitivstreifen seine größte Länge erreicht hat, in der zweiten Hälfte des achten Tages oder etwas früher, bilde sich der Kopffortsatz (Kölliker; prolongement céphalique), für den van Beneden die Bezeichnung ébauche archentérique vorschlägt. Vorn endige dieser Fortsatz häufig mit einer platten Anschwellung. Später bilde sich in seiner Mitte ein heller Streifen (bande médiane claire). Es geschehe dies dann, wenn sich die Urdarmanlage nach unten eröffne. Der mediane helle Streifen werde dann dorsal von der die beiden Medullarplatten verbindenden plaque commissurale, ventral von der plaque notochordale (Chordaplatte) gebildet. (Auf die Beschreibung der Unterabteilungen der Blastocyste gehe ich hier nicht ein; manches, was van Beneden hier bringt, war schon in anderen Arbeiten enthalten.) Hinsichtlich des Schicksals der Deckschicht steht van Beneden auf dem Standpunkt, den er im Jahre 1884 (s. oben) einnahm; er hat sich erst im Jahre 1899 Kölliker und Rauber rückhaltlos angeschlossen. Nebenbei bemerkt, geht aus dieser Stelle (S. 26) hervor, daß van Beneden seit dem Jahre 1888 an dem bereits geschriebenen Text nichts mehr geändert hat. — Die intermediäre Schicht (la couche intermédiaire) nimmt zuerst längs einer quergerichteten, die vordere Grenze des Endknotens bildenden Linie, die der „Sichelrinne" Kollers zu entsprechen scheine, den Ursprung. Die Bildung dieser Schicht schreite dann längs des ganzen Primitivstreifens bis zum Hensenschen Knoten fort. Dabei schlage sich an der Primitivrinne der Epiblast in die oberflächliche Lage des Mesoblasts um, während die Zellmasse, die den Boden der Rinne bilde, sich in die

[1]) Nach meiner Erfahrung entsteht der Endwulst stets zuerst, und zwar lange vor dem Hensenschen Knoten.

tiefe Lage des Mesoblasts fortsetze. Bei dieser Beschreibung sind entschieden einige Ungenauigkeiten mit unterlaufen (S. 39 und 40). Zu bedauern ist auch, daß man nie recht weiß, ob die Länge der Schilde aus der Zahl der Schnitte berechnet oder direkt gemessen ist. — Der Kopffortsatz ist anfangs, bei seinem ersten Auftreten, nirgends — auch vorn nicht — mit der unteren Zellschicht (dem Lecithophor) verschmolzen. Dies ist ungemein wichtig, entspricht vollkommen meiner Darstellung vom Jahre 1889, widerspricht aber den meisten späteren Literaturangaben.

Van Beneden teilt bei der Beschreibung dieses Stadiums seine Methoden mit, Embryonen dieses Alters unversehrt aus dem Uterus zu erhalten. Da es gewiß jedem, der sich mit Kaninchenentwicklung beschäftigt hat oder beschäftigt, erwünscht ist, diese Methoden kennen zu lernen, will ich sie kurz mitteilen und daran die Beschreibung meiner eigenen Methode schließen, die, wie ich behaupten zu dürfen glaube, noch besseres leistet. Jeder, der sich bemüht hat, Kaninchenareae vom 7., 8. oder selbst noch vom Anfang des 9. Tages unversehrt aus dem Uterus herauszupräparieren, weiß, wie schwer das gelingt. Der Anfänger verliert dabei gewöhnlich alle oder fast alle Embryonen. Die Methode Bischoffs, nach der man ein paar Stunden nach dem Ausschneiden des Uterus warten soll, bevor man die Anschwellungen eröffnet, empfiehlt sich schon deshalb nicht, weil die Embryonen sich unterdessen verändern. Van Beneden gibt zwei Methoden an: Erstens man schneide ein Stück des Uterus mit einer Anschwellung (Fruchtkammer) heraus und befestige es mit der mesometralen Seite nach unten in einem mit einer indifferenten Flüssigkeit gefüllten Becken mittels zweier Nadeln, die man an den Enden des ausgeschnittenen Stückes Uterus einsticht. Dann steche man vier Insektennadeln mit sehr feinen Spitzen senkrecht durch die Anschwellung, natürlich mit Schonung der Mitte. Dann mache man einen Kreuzschnitt zwischen den Nadeln durch die Anschwellung und schlage die vier Lappen, nachdem man die Nadeln sorgfältig herausgezogen hat, zurück, um sie aufs neue zu befestigen. Die Embryonalanlage findet man an der mesometralen Wand des Uterus. — Die zweite Methode scheint noch einfacher zu sein. Man mache ohne jede weitere Vorbereitung einen Kreuzschnitt durch die Uterusanschwellung an der freien (antimesometralen) Seite und befestige die vier Lappen am Boden des Gefäßes mit Nadeln. Der Embryo erscheint alsbald nach Zusatz der Fixierungsflüssigkeit! Von diesen Methoden möchte ich die zweite nicht empfehlen; die erste aber nur, wenn man zum Durchstechen der Uterusanschwellung und der in ihr liegenden Blastocyste sehr spitze Nadeln, am besten die feinsten Nähnadeln verwendet. Gewöhnliche Insektennadeln taugen dazu nicht viel. — Ich ziehe indessen meine Methode, die durch lange Übung ausprobiert ist, entschieden vor. Man verfährt dabei folgendermaßen: Man stecke in einem mit warmer physiologischer Kochsalzlösung gefüllten Becken, auf dessen Boden ein dünnes Brett aus weichem Holz befestigt

ist, mittels zweier starker Nadeln ein Stück Uterus mit einer Anschwellung (Fruchtkammer) fest. Dabei beachte man, daß die Nadeln möglichst schief durchgesteckt werden, damit man später durch sie nicht behindert ist. Selbstverständlich muß die mesometrale Seite des Uterus nach unten, die freie nach oben gewendet sein (vgl. van Beneden). Zur nun folgenden Eröffnung des Uterus und der Blastocyste verwendet man eine kleine, gerade Schere, deren beide Branchen zu Spitzen von äußerster Feinheit und Schärfe zugeschliffen sind. Dies ist durchaus wesentlich; sind die Spitzen stumpf, oder auch nicht vollkommen scharf, so versagt die Methode. Nun sticht man rasch die eine Branche parallel der Achse des Uterus und möglichst flach durch die Fruchtblase und schneidet sofort durch. Die beiden Lappen schlägt man zurück und befestigt sie mit kurzen, kräftigen Nadeln. Eventuell kann man in die beiden Lappen noch kleine seitliche Einschnitte machen. Der Embryo ist dann aber noch nicht zu sehen. Er ist vollkommen durchsichtig und sitzt auf den zwei Placentarwülsten. Nun träufelt man mit einer Pipette auf die Placentarwülste die Fixierungsflüssigkeit, worauf der Embryo sofort erscheint. Er wird dann nach einiger Zeit samt einem Teil der Blastocystenwand von den Placentarwülsten abgehoben, was keine Schwierigkeiten mehr macht. Es ist aber ratsam, bevor man dies tut, noch die anderen Fruchtkammern rasch zu öffnen und in der gleichen Weise zu behandeln. Namentlich, wenn man den Uterus herausgeschnitten hat, kollabieren die Fruchtkammern ziemlich rasch, und dann gelingt die Methode weniger sicher. Wer diese Methode anwenden will, wird gut tun, sie zuerst bei etwas älteren Embryonen, solchen mit 3 bis 10 Urwirbeln, zu versuchen und dann erst zu den jüngeren überzugehen.

Am Kopffortsatz unterscheidet van Beneden, wie schon in mehreren früher erschienenen, aber später geschriebenen Arbeiten, eine dorsale, einschichtige Chordaplatte (plaque notochordale) und eine ventrale, größere, auf dem Querschnitt linsenförmige Darmplatte (plaque entérique). Die Chordaplatte biegt hinten, also am Vorderende des Hensenschen Knotens, in den Boden der Medullarrinne um und tritt außerdem auch rechts und links mit den Lippen der Primitivrinne in Verbindung. Die Darmplatte setzt sich im Bereich des Primitivstreifens ins Primitivstreifenmesoderm fort. Nach den Seiten geht die Chordaplatte in die obere Lage des Mesoderms (Somatopleura), die Darmplatte in die untere Lage (Splanchnopleura) über. Chordaplatte, Darmplatte und die beiden Mesodermplatten (darunter ist das gastrale Mesoderm gemeint) bilden eine und dieselbe Anlage (S. 54). Der Kopffortsatz sei in diese vier Teile differenziert. Ich finde diese Ausdrucksweise, die sich ziemlich oft wiederholt, irreführend und ungenau. Die beiden Mesodermanlagen sind nicht mehr zum Kopffortsatz zu rechnen, wenn sie auch aus

dessen Seiten hervorgewachsen sind. Was Kölliker als Kopffortsatz bezeichnet hat, ist nur der mediane Teil dieses ganzen Anlagenkomplexes, dieser „seule et unique ébauche". Wie wir sehen werden, ist die Differenzierung der Organbezirke schon viel früher, schon im zweischichtigen Keim oder selbst noch früher, beendigt. Durch die Bildung des Kopffortsatzes werden die bereits gebildeten Organanlagen nur an ihren Bestimmungsort gebracht; ich werde darauf im II. Teil noch zurückkommen.

Nun verschmilzt die Darmplatte mit dem Lecithophor (der couche lécithophorale); es geschieht dies zuerst am Vorderende des Kopffortsatzes, bald darauf aber in seiner ganzen Länge. Daraus entsteht die Dotterdarmplatte (plaque lécitho-entérique); später greift dann die Verschmelzung noch auf die „Achsenplatte", d. h. auf die vordere kleinere Partie des Primitivstreifens, über. Die hintere größere Partie aber bleibt von der Verschmelzung frei[1]). Wie gesagt, wuchert das Mesoderm sowohl aus dem Primitivstreifen als aus den Seiten des Kopffortsatzes, der Urdarmanlage oder ébauche archentérique, hervor. Van Beneden hat später, in den nach dem Würzburger Kongreß geschriebenen Teilen, die von mir gebrauchten Namen gastrales und peristomales Mesoderm adoptiert[2]). Van Beneden meint, daß von dem Moment an, in welchem sich die Darmplatte des Kopffortsatzes mit dem Lecithophor vereinige und mit ihm verschmelze, der Lecithophor als solcher nicht mehr existiere, und er nennt daher von jetzt an das innere Blatt des Embryo nicht mehr Lecithophor, sondern Hypoblast. Als Hypoblast bezeichnet er also den mit der Anlage des Urdarmes vereinigten Lecithophor (S. 55). Diese Nomenklatur sieht er durch das weitere Schicksal der Dotterdarmplatte gerechtfertigt. An der ventralen, der Höhle der Blastocyste zugewendeten Seite derselben, trete nämlich nunmehr eine Furche (sillon lécitho-entérique) auf, die sich allmählich vertiefe, bis sie die Chordaplatte erreiche. Aus der anfänglich schmalen Furche werde durch das Auseinanderweichen der seitlichen Ränder eine breite Rinne (gouttière lécitho-entérique), die sich in die Höhle der Blastocyste öffne. Van Beneden

[1]) Daß die Verschmelzung nur die vordere Hälfte des Primitivstreifens, nicht auch die hintere betrifft, hatte ich im Jahre 1889 zuerst beschrieben.

[2]) Er schreibt allerdings, wie es später auch Will getan hat, prostomiales Mesoderm, was im ganzen auf das gleiche hinauskommt.

meint, daß ein Vergleich der Querschnittsbilder jüngerer und älterer Embryonen den Schluß gestatte, daß die die Darmplatte der früheren Stadien zusammensetzenden Elemente zur Verbreiterung des „Hypoblastes" in transversaler Richtung verwendet werden. Wir werden später noch darauf zurückkommen. — Hinten vereinigen sich die beiden seitlichen, die Dotterdarmrinne begrenzenden Leisten, und so entstehe ein Kanal, canal blastoporique, dessen Boden von der plaque lécitho-entérique gebildet werde, während sein Dach oder sein Gewölbe von der Chordaplatte dargestellt werde. Die obere Öffnung des Kanals bilde das Vorderende der Primitivrinne, und der ganze Kanal werde zum Canalis neurentericus. — Was das Verhalten des Mesoderms am Vorderende des Embryo betrifft, so ist darüber van Beneden ebensowenig ins Klare gekommen wie alle früheren und späteren Untersucher. Die Chordaplatte und die Dotterdarmplatte seien zwar vorn miteinander verschmolzen, aber es sei zweifelhaft, ob mit dem vordersten Ende des Kopffortsatzes das Mesoderm in Verbindung stehe. Ganz vorn scheine eine Verschmelzung zwischen Mesoblast und Hypoblast zu bestehen, und zwar in der ganzen Breite des Embryo; zugleich bemerke man hier keine mediane Verdickung mehr.

Van Beneden hat dann auch noch Embryonen von ein bis drei Urwirbeln untersucht. Es sind das Stadien, in denen der Embryo Bisquitform angenommen hat. Man kann nun an ihm eine Stamm- und eine Parietalzone unterscheiden, wie dies schon von anderen Autoren geschehen war. In der Parietalzone des Kopfes bemerke man die Anlage der Perikardialhöhle und die Herzanlagen. Die Perikardialhöhle sei insofern von Anfang an einfach, als sie das Kopfende des Embryo umgreife; die Herzanlage dagegen sei ursprünglich immer doppelt. Unterhalb der spaltförmigen Perikardialhöhle beschreibt van Beneden bei einem Embryo von zwei Urwirbeln zwischen Splanchnopleura und Hypoblast einige spindelförmige Zellen und meint, sie stellten „la première ébauche de la couche vasculaire" dar. Danach hat also van Beneden, wie His, ein „Gefäßblatt" unterschieden. Genauere Untersuchungen darüber hat er aber nicht angestellt und das wenige, was er beobachtet hat, reicht nicht aus, um die Frage nach dem Ursprung des Gefäßsystems auch nur im allerentferntesten einer Lösung näherzubringen oder an ihrer Lösung mitzuwirken. Das, was van Beneden gesehen hat, sind „Gefäßzellen"

im Sinne Rückerts, Zellen, die später zum Aufbau des „inneren Herzhäutchens“ Köllikers oder des von mir so genannten primären Endokards dienen. Diese in der Gegend des Herzens erscheinenden Zellen sind aber keineswegs die ersten ihrer Art; diese liegen vielmehr weiter hinten und man muß, um die ungemein schwierige Frage nach der ersten Entwicklung derselben, nach ihrer Abstammung und ihrer Beziehung zu den Keimblättern oder den übrigen Organanlagen festzustellen, auf viel weiter zurückliegende Stadien zurückgreifen. Solche hat zwar van Beneden untersucht, aber nichts von der Gefäßentwicklung erwähnt[1]).

Sehr merkwürdig ist, was van Beneden über die erste Entwicklung des Zentralnervensystems sagt. Er findet — und dies kann ich bestätigen —, daß die Medullarplatte vorn in einen medianen und zwei seitliche Lappen geteilt sei. Die seitlichen zerfallen dann wieder in eine vordere und hintere Hälfte. Die vordere Hälfte bilde mit dem Mittellappen zusammen die Anlage des Vorderhirns, der primären Augenblasen und des Mittelhirns; die hintere, welche bis zu den ersten Urwirbeln reiche, bilde die Anlage des Hinterhirns (van Beneden schreibt eigentümlicherweise épencéphale). Höchstwahrscheinlich entspreche die Grenze zwischen beiden Portionen des Gehirns der ursprünglichen Grenze zwischen zirkulärer und triangulärer Region der Area (s. oben).

Was den Hensenschen Knoten betreffe, so ändere sich seine Lage in der Embryonalanlage sehr auffallend. Anfangs sei er stets in der vorderen Hälfte der Area, etwa in der Mitte oder wenig hinter der Mitte der Pars circularis gelegen, dann aber ziehe er sich immer mehr ans Hinterende zurück. Vom Primitivstreifen scheine am längsten der Endwulst erhalten zu bleiben. — Endlich möchte ich noch erwähnen, daß das, was van Beneden über das Aussehen des Bodens der Medullarrinne von Embryonen mit ein bis drei Urwirbeln sagt, nach meinen Erfahrungen nicht ganz genau und vollständig ist. Wie ich finde, kann man im durchfallenden Lichte sehr deutlich drei durch ihre Helligkeit voneinander verschiedene Strecken unterscheiden[2]).

---

[1]) Nebenbei möchte ich erwähnen, daß meiner Ansicht nach und soweit meine Erfahrung reicht, die Säugetiere sich zur Lösung dieser Frage sehr viel besser eignen, als irgend eine andere Wirbeltierklasse.

[2]) Auf diese und zahlreiche andere Fragen werde ich im II. Teil dieser Arbeit noch zurückkommen.

Der zweite Teil der Monographie behandelt die Entwicklung der gemeinen Fledermaus. Da diese in fast allen wesentlichen Punkten, wie in der Bildung des Primitivstreifens, des Mesoderms, des Kopffortsatzes usw., die weitestgehende Übereinstimmung mit der des Kaninchens zeigt, so will ich hier nicht näher darauf eingehen und mich nur auf einige wenige Punkte beschränken. Wohl der wichtigste Unterschied gegenüber der Entwicklung des Kaninchens betrifft das Verhalten des Kopffortsatzes. Im Gegensatz zum Kaninchen bildet sich nämlich bei der Fledermaus im Kopffortsatz eine sehr deutliche Höhle, die „Chordahöhle" Lieberkühns, für welche van Beneden den Ausdruck Canal de Lieberkühn vorschlägt. Nach vorn geht dieser Kanal in eine „virtuelle Spalte" über, die sich schließlich in einer queren, bogenförmigen Linie, deren Konkavität nach hinten sieht, in die Höhle der Blastocyste öffnet. Auch nach hinten geht der Kanal in eine „virtuelle Spalte" über, die sich ins vorderste Ende der Primitivrinne, entsprechend dem Hensenschen Knoten, öffnet. Chordaplatte und Darmplatte des Kopffortsatzes verhalten sich wie beim Kaninchen. Van Beneden meint, es sei möglich, ja sogar wahrscheinlich, daß der „Hypoblast" (das Wort in demselben Sinne gebraucht wie vom Kaninchen) ein wenig zur Bildung der Urdarmanlage beitrage; dies sei am Vorderende möglich, wo der Kopffortsatz, wie beim Kaninchen, zuerst mit dem Lecithophor verschmelze. — Einige Zeit, nachdem sich die vordere Mündung des Chordakanals gebildet habe, entstehe noch eine zweite hintere Öffnung; während die erste eine Querspalte bilde, stelle die letztere eine Längsspalte dar; beide Öffnungen sind ursprünglich voneinander getrennt und bleiben es noch ziemlich lange; später aber verschmelzen sie. Van Beneden bezeichnet sie als Ostium anterius et posterius canalis Lieberkühnii. Die Längsspalte bildet sich in der Weise, daß zunächst an der der Blastocyste zugewendeten Seite eine Rinne entsteht, deren seitliche Ränder oder Lappen aus einer dorsalen und ventralen Lage von Zellen bestehen. Van Beneden bezeichnet die dorsale Lage als Mesoblast, die ventrale als Hypoblast. Nur so wenigstens kann ich den Satz verstehen: „L'hypoblaste et l'assise profonde du mésoblaste contribuent à la formation des lèvres laterales" (S. 109). In demselben Sinne ist auch die weitere Beschreibung bis S. 111 zu verstehen; auch in den allgemeinen Betrachtungen vertritt van Beneden auf S. 174 (Archiv 364) dieselbe Auffassung. Ich halte sie für unrichtig;

ja, ich kann sie auch nicht damit in Einklang bringen, daß van Beneden sowohl beim Kaninchen als bei der Fledermaus die ventrale Zellmasse des Kopffortsatzes als Darmplatte bezeichnet. Dies hätte doch, wie mir scheint, keinen Sinn, wenn er sie nicht für entodermal gehalten hätte. Was mich betrifft, so bin ich der Ansicht, daß die beiden seitlichen Lippen Entodermfalten sind, und daß ihre obere Lage nicht als tiefe Schicht des Mesoderms, sondern als Entoderm, und zwar als dorsales, embryonales Entoderm, aufzufassen ist. Wie wir noch sehen werden, ist dies von prinzipieller Wichtigkeit. Die Falten werden später ausgeglichen oder geglättet. Ihre obere Lamelle besteht, wie gesagt, aus dorsalem, embryonalem, die untere aus ventralem, zunächst noch embryonalem und dann weiter aus außerembryonalem, lateralem Entoderm (Paraderm Kupffers, Lecithophor van Benedens). Der Chordakanal erhält sich an seinem Vorder- und Hinterende am längsten. Das Hinterende wird zum Canalis neurentericus; die Eröffnung des Kanals an seinem Vorderende ist ziemlich kompliziert; ein Rest der ventralen Wand (der plaque lécitho-entérique) ist hier noch bei Embryonen mit sechs Urwirbelpaaren nachweisbar. Solche Embryonen lassen schon eine Kopfkrümmung erkennen und die vorderste Öffnung des Kanals entspricht dem Vorderende der Chordaplatte.

Wie beim Kaninchen, glaubt van Beneden auch bei der Fledermaus ein „Gefäßblatt" unterscheiden zu müssen. Seine erste Anlage erwähnt er bei Gelegenheit der Beschreibung einer Serie durch einen Embryo mit zwei Urwirbeln. Auch später wird der von Rückert so genannten „Gefäßzellen" wiederholt Erwähnung getan, ohne aber auf ihren Ursprung irgendwie näher einzugehen, wie denn überhaupt alles, was auf die Entwicklung des Herzens und der Gefäße Bezug hat, außerhalb des Rahmens der Arbeit lag.

Die allgemeinen Betrachtungen des dritten Teiles der Monographie sind, wie dies bei den Arbeiten van Benedens gewöhnlich der Fall ist, zum größten Teil bereits im beschreibenden Teil vorweggenommen, und es wird hier nur eine Zusammenfassung der im beschreibenden Teil gezogenen Schlüsse gegeben. Dies gilt zunächst von den Auseinandersetzungen über die Entwicklung des Primitivstreifens und der intermediären Schicht; nur wird jetzt schärfer als früher betont, daß an der letzteren zwei ihrer Bildung nach gleiche, aber ihrer morphologischen Bedeutung nach

vollkommen verschiedene Teile zu unterscheiden sind: der eine entwickelt sich auf Kosten der hinteren Hälfte des Primitivstreifens, der andere auf Kosten der vorderen. Ich bemerke, daß diese Unterscheidung im wesentlichen meiner Unterscheidung zwischen gastralem und peristomalem Mesoderm entspricht. Das peristomale Mesoderm breitet sich nicht bloß in der hinteren Region der Area embryonalis, sondern in der außerembryonalen Region der Blastocyste (der Area granulosa) aus. Es schickt nach vorn an den Rändern der Area embryonalis zwei Hörner, die sich schließlich längs des Vorderrandes der Area in der Medianlinie miteinander verbinden. In diesen, vom peristomalen Mesoderm oder dem von der hinteren Partie des Primitivstreifens stammenden Mesoderm bilden sich später vorn rechts und links die Perikardialhöhlen, die am Vorderrande der Area im Bogen ineinander übergehen. — Vom vorderen Teil des Primitivstreifens wächst der Kopffortsatz, die ébauche archentérique, aus. Diesen läßt van Beneden aus einer medianen, verdickten Portion, der Darmanlage und zwei membranösen seitlichen Ausbreitungen, den Lames mésoblastiques de l'archentéron, die ich schon in Würzburg als gastrales Mesoderm bezeichnet hatte, bestehen. Auf S. 158 (Archiv 348) heißt es u. a.: „Que cette ébauche (sc. ébauche archentérique) se constitue d'une portion médiane épaissie (ébauche intestinale) et les deux expansions membraneuses latérales." Es ist also ganz klar, daß, wie schon einmal im beschreibenden Teil, van Beneden die „ébauche archentérique", die er direkt mit dem Kopffortsatz Köllikers vergleicht, aus einer medianen und zwei seitlichen Portionen zusammengesetzt sein läßt. — Eine solche Auffassung kann ich nicht teilen. Kölliker hat als Kopffortsatz nur den im durchfallenden Lichte dunkleren, vom Primitivstreifen nach vorn gerichteten Fortsatz oder Streifen bezeichnet, also nur das, was van Beneden ébauche intestinale nennt, nicht aber auch das gastrale Mesoderm, die seitlichen Mesodermflügel. Daher halte ich meine Darstellung und Auffassung für die richtigere; ich habe den Kopffortsatz und nur diesen allein als Urdarm bezeichnet und die lames mésoblastiques als das aus der Wand dieses Urdarms herauswachsende gastrale Mesoderm. Nun finden sich aber allerdings zuweilen wieder Sätze, die der an den zitierten Stellen ausgesprochenen Auffassung nicht entsprechen; so heißt es auf S. 162 (Archiv 352): „Le mésoblaste céphalique naît ... des bords de

l'ébauche archentérique." Wenn mit dem mésoblaste céphalique mein gastrales Mesoderm gemeint ist, was allerdings einer gewissen Richtigstellung bedürfte, so kann ich mich mit dieser Darstellung einverstanden erklären.

Zum Schlusse möchte ich noch zwei Eigenschaften der van Benedenschen Arbeit besonders rühmend hervorheben. Erstens ist sie eine der wenigen aus jener Zeit, die auf die Lage der Teilungsfiguren und die Richtung der Teilungsachsen Rücksicht nehmen. Wir werden sehen, wie wichtig und wesentlich das zum Verständnis der Vorgänge ist. Zweitens berücksichtigt sie, wie bisher in diesem Umfange keine andere, das Verhalten der Zellen und Zellkomplexe zu Farbstoffen; so hebt van Beneden beispielsweise hervor, daß die „Achsenplatte" oder das Gewebe des Primitivstreifens sich mit Boraxcarmin weniger intensiv färbe als die übrige äußere Schicht, daß der Lecithophor dunkler sei als der Blastophor und dergleichen mehr. Dies weist auf Unterschiede hin, die gewiß auch für das Verständnis der Prozesse, die sich an den Zellen und Zellkomplexen abspielen, von Wichtigkeit sind.

Wenn wir nun diese Arbeit van Benedens als Ganzes überblicken, so dürfen wir sagen, daß sie nicht bloß *eine der besten über Wirbeltierentwicklung überhaupt* ist, sondern *geradezu die beste auf dem speziellen Gebiete*, auf das sie sich bezieht. Es wird ihr daher gewiß stets ein Ehrenplatz in der entwicklungsgeschichtlichen Literatur gesichert sein. Was aber noch ganz besonders hervorgehoben zu werden verdient, ist, daß sie *heute noch ebenso zeitgemäß ist*, wie sie es vor 25 Jahren gewesen wäre; ja, ich möchte fast glauben, daß sie an Wert und Bedeutung mit den Jahren noch gewonnen habe. So hocherfreulich diese Tatsache auf der einen Seite ist, so tief beschämend ist sie auf der anderen. Denn jeder, der die umfangreiche Literatur über die Entwicklung der Säugetiere kennt und sie objektiv zu beurteilen versteht, wird zugeben müssen, daß keine der zahlreichen, seither über die von van Beneden behandelten Fragen erschienenen Arbeiten diejenige van Benedens auch nur annähernd erreicht, geschweige denn übertrifft. In der Tat wäre es für den Fortschritt unserer Wissenschaft ersprießlicher gewesen, wenn die Mehrzahl dieser sogenannten Arbeiten über Säugetierentwicklung, die in den letzten zwanzig Jahren erschienen sind, ungeschrieben geblieben wären. Sie zeugen von einer Talentlosigkeit und einem Mangel an Beobachtungsgabe,

die man kaum für möglich halten sollte. Sie haben es verschuldet, daß eine Verwirrung eingerissen ist, die ihresgleichen sucht. Wir stehen heute einem Chaos gegenüber, in dem sich niemand mehr zurechtfindet. Mit aufrichtiger Freude habe ich daher die Mitteilung begrüßt, daß van Beneden an seiner Auffassung bis an sein Lebensende unerschütterlich festgehalten hat. Hoffentlich trägt seine Arbeit dazu bei, wieder geordnete Zustände eintreten zu lassen und an die Stelle der wüsten Phantasien die nüchterne wissenschaftliche Beschreibung und Beurteilung sichergestellter Tatsachen zu setzen.

II. Teil.

Weil's mi' freut.

Karl Stieler.

Kritik der Theorie Hubrechts und Keibels. — Über Keimblätter, Organanlagen und Urzellen. — Die Cell-lineage-Forschung. — Neue Untersuchungen über die Gastrulation der Säugetiere. — Allgemeine Fragen der Entwicklung und Organisation.

In seinem Nekrolog auf van Beneden sagt Brachet, die von van Beneden und mir vorgetragene Theorie der Gastrulation der Amnioten im allgemeinen und der Säugetiere im besonderen habe gegenwärtig einer anderen, besseren, nämlich derjenigen Hubrechts und Keibels, weichen müssen. Auch in der Einleitung zur nachgelassenen Monographie van Benedens über die Entwicklung des Kaninchens und der Fledermaus hebt er u. a. „les belles études d'Hubrecht" hervor, wobei er allerdings zugeben muß, daß dessen Theorie sich noch keineswegs allgemeiner Anerkennung zu erfreuen habe. Ich kann mich in keiner Beziehung, weder in der Beurteilung dieser höchst sonderbaren Theorie noch auch in der Wertschätzung der Arbeiten ihrer Urheber den Ansichten Brachets anschließen. Für durchaus richtig halte ich dagegen, was Brachet über den springenden Punkt (le point fondamental) der Interpretation des Gastrulastadiums der Amnioten sagt; mit Recht hebt er hervor, daß sich die Frage im wesentlichen darum drehe, ob der Kopffortsatz, wie Hubrecht, Keibel, O. Hertwig u. a. glauben, ausschließlich zur Bildung der Chorda und des Mesoderms verwendet werde, oder aber ob, wie van Beneden und ich meinen, der Boden des Chordakanals oder die ventrale Hälfte des Kopffortsatzes in die Bildung des „Hypoblasts" des Verdauungstraktes eingehe, um ihn entweder ganz oder wenigstens zum Teil aufzubauen; mit anderen Worten,

ob und in welchem Maße der Kopffortsatz an der Bildung des embryonalen Entoderms beteiligt sei. In der Tat handelt es sich, wie Brachet ganz richtig hervorhebt, nicht um eine Frage der Deutung, sondern um eine solche der Beobachtung. — Ich will im folgenden versuchen, einerseits die Theorie Hubrechts und Keibels zu widerlegen, andererseits die Richtigkeit der von van Beneden im Jahre 1886 für die Säugetiere und zwei Jahre später, unabhängig davon, von mir für die Amnioten überhaupt aufgestellten Theorie der Gastrulation zu beweisen[1]). — Ich habe indessen die Absicht, es dabei nicht bewenden zu lassen. Ich will zeigen, daß die gewissermaßen durch ihr Alter geheiligte Lehre von der Bildung der Keimblätter oder die „Keimblättertheorie" — und dahin gehört auch die Frage nach der Bildung der Gastrula oder des zweiblätterigen Metazoenkeimes — im Vergleiche mit der Lehre von der Anlagendifferenzierung des Keimes (oder was im wesentlichen auf das gleiche hinauskommt, von der Entstehung und Verteilung der organbildenden Substanzen) nur eine mehr untergeordnete Bedeutung besitzt. Es soll gezeigt werden, daß die Gastrulation und die Bildung des sogenannten mittleren Keimblattes in erster Linie Wachstums-, nicht Differenzierungsvorgänge sind, daß ihr Hauptzweck darin besteht, die bereits in einem früheren Stadium zur Differenzierung gelangten Organanlagen oder Anlagen von Organkomplexen in die ihnen angemessene Lage zu bringen.

Bevor ich darauf eingehe, empfiehlt es sich aber, ein wenig in das Chaos, das dank den Bemühungen Hubrechts und Keibels gegenwärtig auf diesem Gebiete herrscht, ein wenig hineinzuleuchten. Als Einleitung dazu möge eine Übersicht über die Termini technici, die hier in Betracht kommen, dienen.

Termini technici: Gastrula (Haeckel, Kalkschwämme 1872, und Gastraeatheorie 1874). Van Beneden meinte (Arbeit über Arachnactis 1891), es würde sich für dieses Entwicklungsstadium auch der Name Hydrula empfehlen.

Progaster oder Urdarm (Haeckel l. c.) = Archenteron (Ray Lankester, 1875) = Coelenteron (E. van Beneden 1891).

Prostoma oder Urmund (Haeckel l. c.) = Blastoporus (Ray Lankester l. c.). In neuester Zeit (1907) hat Legros auf Grund seiner

[1]) Ich sehe dabei von den z. T. nicht unwichtigen Differenzen zwischen uns (vgl. das oben über die Beziehung des Dotterblastoporus zur Primitivrinne und dem Primitivstreifen Gesagte) ab.

Untersuchungen über Asyntaxia blastoporalis einen Unterschied zwischen Prostom und Blastoporus gemacht. Anklänge dazu finden sich schon bei Hubrecht. Brachet (1902 und später) unterscheidet einen virtuellen und einen reellen Blastoporus.

„Blastoporus van Benedens“ = Blastoporus der „Metagastrula“. Von van Beneden beim Kaninchen (1875 u. 1880), von ihm zusammen mit Julin (1880) bei der großen Hufeisennase (Rhinolophus ferrum equinum) beschrieben. Wurde bestätigt von Heape (beim Maulwurf 1883 und 1886), Selenka (beim Opossum 1887), Keibel (älteres Stadium des Kaninchens 1889), Duval (bei der Fledermaus 1895 und 1899) und Assheton beim Schaf (1899). Davon entspricht nur der von Heape und Assheton beschriebene dem van Benedenschen; der von Selenka beschriebene gehört nicht einer „Metagastrula“, sondern einer Blastocyste mit recht ansehnlicher Höhle an; ebenso der von Keibel beschriebene, der nach den letzten Untersuchungen van Benedens (nachgelassene Monographie) überhaupt als recht fraglich gelten muß. Der von Duval beschriebene und ungemein schematisch abgebildete ist alles eher als ein Blastoporus; wahrscheinlich, wie auch van Beneden, der berufenste Kritiker in dieser Sache, meinte (1899), ein Riß in einer sehr jungen Blastocyste mit noch sehr kleiner Höhle. — Assheton hat das von ihm beschriebene Stadium, das meiner Ansicht nach der „Metagastrula“ van Benedens entspricht, nicht als solche gedeutet, sondern als Produkt einer Epibolie des Epiblasts durch den Hypoblast; dieser solle jenen überwachsen.

Blastocyste (Huxley 1875) = Vesicula blastodermica, Keimblase (Bischoff) = Vesicule blastodermique (Coste) = Blastodermic vesicle der meisten englischen Autoren = Gastrocystis oder Keimhautblase (Haeckel); von Haeckel wurde (Anthropogenie) die Blastocyste oder Gastrocyste mit der „Epigastrula“ der Amnioten (Rabl) verwechselt, zugleich aber auch als solche die „Metagastrula“ van Benedens bezeichnet. Die Blastocyste ist der blasenförmige aus „Trophoblast“ und „Embryonalknoten“ bestehende Keim der Säugetiere mit Ausnahme der Monotremen.

Blastocoel (Huxley 1875) = primäre Leibeshöhle (Claus 1874) = Cavité blastodermique (van Beneden) = blastodermic cavity der meisten englischen Autoren = Keimblasenhöhle (O. Hertwig) = lécithocèle (van Beneden), zuweilen neben cavité blastodermique gebraucht. Man versteht unter Blastocoel die Höhle der Blastocyste

und vergleicht sie sehr häufig, aber durchaus mit Unrecht, mit der Furchungshöhle oder Baerschen Höhle, mit der sie gar nichts gemein hat. Hubrecht meint einmal (Tarsius 1892), man dürfe die Höhle der Blastocyste „nicht ohne weiteres“ als Furchungshöhle bezeichnen. Richtiger wäre es gewesen, zu sagen, man dürfe sie überhaupt nicht als solche bezeichnen.

Embryonalknoten oder embryonic knob (Hubrecht 1888, 1890 ff.) = Furchungskugelrest der Autoren (Bischoff 1842, Kölliker 1879 usw.) = amas ou masse cellulaire interne (van Beneden 1899). Nicht gleichbedeutend mit „Embryonalknoten“ ist bouton embryonnaire (van Beneden 1899), wie van Beneden die masse cellulaire interne nach Abzug der couche lécithophorale bezeichnet.

Embryocystis (Bonnet) = der hohle Embryonalknoten (z. B. des Rehes).

Embryonalfleck (Wagner, später Kölliker und andere) = Übersetzung der Bezeichnung tache embryonnaire (Coste) = Fruchthof (Bischoff) = Area embryonalis (Kölliker) = Area germinativa der Autoren = Schild oder Embryonalschild (v. Kupffer) = Keimhügel (v. Baer und Burdach; auch von Hensen und Lieberkühn gebraucht. Lieberkühn gebraucht auch den Ausdruck Keimscheibe für die Area embryonalis = bouton embryonnaire (van Beneden).

Paraderm (v. Kupffer) = Dotterblatt oder Dotterentoderm = Couche lécithophorale oder auch schlechtweg Lecithophor (van Beneden) = Lecithoderm (H. Virchow) = caenogenetisches Entoderm (Wenckebach, Lacerta 1891) = sekundäres Entoderm (Will, Gecko 1892) = yolk entoderm (Hill und Wilson, Ornithorhynchus 1908).

Protentoderm (Bonnet [Hund II, 1901]) = palingenetisches Entoderm (Wenckebach und Hubrecht l. c.) = Urentoderm (Bonnet [Schaf]) = Urdarmblatt oder primäres Entoderm oder Urentoderm oder Archiderm oder Gastrulaentoderm (Will) = Darmentoderm (Rabl).

Trophoblast (Hubrecht 1888) = couche enveloppante (van Beneden 1899) = Trophoektoderm, auch trophoblastic ectoderm (Hill 1911) = Trophoderm (Minot 1903; dieser versteht darunter den Teil der couche enveloppante van Benedens oder des Trophoblasts Hubrechts, der sich an der Bildung der Placenta beteiligt; Duval (1890) hat diesen Teil Ektoplacenta genannt. Sobotta er-

kennt für die Maus (1911) einen Trophoblast im Sinne Hubrechts nicht an; dagegen schreibt er dem Dotterblatt wichtige trophoblastische Funktionen (Hämoglobinresorption) zu. — Trophoblast + Mesoblast = Diplotrophoblast (Hubrecht) = Chorion der Autoren. — Plasmodiblast und Cytoblast, Ausdrücke van Benedens für die beiden Lagen des Trophoblasts der Fledermaus; Hubrecht nennt dieselben Plasmoditrophoblast und Cytotrophoblast. — Assheton (Schaf 1898) ist der Ansicht, daß der Trophoblast zusammen mit dem Dotterentoderm oder Paraderm als außerembryonaler Hypoblast anzusehen sei.

Primitivstreifen (Pander 1817 und v. Baer 1837) = Achsenplatte (Remak) = Achsenstrang (His) = Urmundleiste (Bonnet) = Prostomial- oder Urmundstreif (Will, Gecko 1892). Die Rinne auf dem Primitivstreifen = Primitivrinne der Autoren = Urmundrinne (Bonnet). Der Erste, der den Primitivstreifen aus der Verschmelzung der seitlichen Urmundlippen hervorgehen ließ und ihn überhaupt mit dem Urmund in Beziehung brachte, war Rauber 1876, also zehn Jahre vor van Beneden, zwölf Jahre vor mir. — Primitivstreifen = ligne primitive der französischen Autoren.

Hensenscher Knoten (Hensen 1876) = Primitivknoten oder Gastrulaknoten (Bonnet 1889) = Protochordalknoten oder protochordal wedge (Hubrecht 1890; übrigens bezeichnet Hubrecht mit diesem Ausdruck gewöhnlich den Hensenschen Knoten + dem Kopffortsatz. Über die Hubrechtschen Bezeichnungen vgl. übrigens unten).

Endwulst des Primitivstreifens, auch hinterer Knopf oder hinterer Wulst des Primitivstreifens (Kölliker 1882) = Caudalknoten (Bonnet) = nœud postérieur (van Beneden 1912 [richtiger 1888/89]).

Kopffortsatz des Primitivstreifens (Kölliker 1879) = prolongement céphalique oder l'ébauche de l'archenteron (van Beneden vgl. oben) = Urdarmstrang (Bonnet) = Mesodermsäckchen (O. Hertwig). Am Kopffortsatz unterscheidet van Beneden gewöhnlich eine plaque notochordale (= Chordaplatte der deutschen Autoren, auch Chordaentoderm oder Chordaentoblast) und eine plaque entérique, was man mit Darmplatte übersetzen kann. Die Darmplatte, die den Boden des „canal archentérique" bildet, verschmilzt später mit dem Lecithophor oder der Couche lécithophorale zur plaque lécithoentérique (der Dotterdarmplatte). — Die Höhle des Kopffortsatzes, die beim Kaninchen nur „virtuell" existieren soll, hat Lieberkühn

als „Chordakanal“ bezeichnet. Van Beneden hat gezeigt, daß die Bezeichnung unpassend ist und dafür den Namen „Lieberkühnscher Kanal“ (nachgelassene Monographie 1912, recte 1888/89) oder auch canal archentérique vorgeschlagen (= Urdarmkanal, Urdarmhöhle). — Der Kuriosität halber führe ich an, daß Fürbringer (Lehrbuch 1909), dem keinerlei eigene Beobachtungen zu Gebote standen, den Kopffortsatz „Chordastrang“ nennt!

Ergänzungsplatte (Bonnet 1901) = Protochordalplatte (Hubrecht 1890) = endodermale Zwischenplatte (Davidoff 1899) = amasso endodermale (Dorello 1900) = interepitheliale Zellmasse (Rex). Ich fasse sie als Teil der unteren Keimschicht, mit dem sich später das Vorderende des Kopffortsatzes verbindet, auf.

Protochordal wedge (Protochordalknoten). Dieser Ausdruck findet sich zuerst bei Hubrecht in seiner Arbeit über Sorex (1890, S. 501). Es heißt da: „protochordal wedge (median anterior prolongation of gastrula ridge, often enclosing a protochordal canal or rudiments of it) and protochordal plate (developed in situ as part of the hypoblast).“ „Gastrula ridge“ ist nur eine Übersetzung des Ausdruckes Gastrulaleiste, den Fleischmann im Jahre 1889 (Embryologische Untersuchungen, 1. Heft, Untersuchungen über einheimische Raubtiere, 1889) an Stelle von Primitivstreifen einzuführen suchte. Der Ausdruck erinnert an den, wenn ich nicht irre, Ende der siebziger Jahre einmal von Hatschek gebrauchten Ausdruck Gastrulanaht. Hubrecht hat also ursprünglich unter Protochordal wedge, welchen Ausdruck er selbst in seinen deutschen Arbeiten mit Protochordalknoten übersetzte, bloß den Kopffortsatz des Primitivstreifens im Sinne Köllikers verstanden; es kann aber keinem Zweifel unterliegen, daß er später darunter auch den Hensenschen Knoten oder, genauer gesagt, den Kopffortsatz mit Inbegriff des Hensenschen Knotens verstanden hat.

Die Ausdrücke Cephalogenesis und Notogenesis wurden zuerst von Hubrecht (Tarsius 1902) gebraucht; die Ausdrücke Proto- und Deuterogenesis stammen von Assheton (zuerst im Anat. Anz., 27. Bd., 1905, dann im Quart. Journ. of micr. Science 1910).

Ich will noch ein paar Worte über die Ausdrücke Hypoblast und Entoblast hinzufügen. Diese Ausdrücke werden in neuerer Zeit von Brachet (1902) nicht mehr, wie es bisher meistens geschah, als Synonyma gebraucht, sondern er versteht unter Ento-(oder Endo-)blast das primitive Entoderm vor „Abspaltung“ des Meso-

derms oder Mesoblasts, unter Hypoblast das sekundäre Entoderm, das von vielen Seiten, namentlich von den Zoologen auch als Enteroderm bezeichnet wird. Letzteren Ausdruck hat zuerst A. Götte gebraucht. Die deutschen Embryologen gebrauchten in den siebziger Jahren nach dem Erscheinen der Gastraeatheorie für die drei Keimblätter gewöhnlich die Ausdrücke Exoderm oder auch Ektoderm, Mesoderm und Entoderm oder auch Endoderm. Über die Wahl und die Berechtigung dieser Ausdrücke kam es damals zu einer lebhaften Debatte, an der sich besonders Selenka beteiligte. Er sagte, wer Ektoderm sage, müsse auch Entoderm sagen, wer dagegen Exoderm vorziehe (dieser Ausdruck wurde namentlich von Haeckel gebraucht), müsse den Ausdruck Endoderm gebrauchen (*ἐκτός* und *ἔξω* = außen, außerhalb; *ἐντός* und *ἔνδον* = innen, innerhalb). Die englischen Autoren gebrauchten und gebrauchen auch heute noch mit Vorliebe die Bezeichnungen Epi-, Meso- und Hypoblast, und ähnlich die Franzosen. Übrigens haben auch einzelne deutsche Embryologen die letzterwähnten Ausdrücke bevorzugt; ich erwähne nur Hensen (1876). Keibel sagt (z. B. Schwein 1893) bald Ektoblast, Mesoblast und Entoblast, bald Ektoderm, Mesoderm, Entoderm. Manchmal kommen auf einer Seite, ja sogar in einem Satze beiderlei Ausdrucksweisen vor, was äußerst störend wirkt. — Roux sagt einmal das Ektoblast usw., was sprachlich unrichtig ist (*ἡ βλάστη* oder *ὁ βλαστός;* ein *τὸ βλαστόν* gibt es nicht)[1]).

Vielleicht ist es zweckmäßig, zum Schlusse noch eine kurze Zusammenfassung der von van Beneden gebrauchten Ausdrücke zu geben: Van Beneden unterscheidet in jungen Stadien: couche enveloppante (Trophoblast Hubrechts) und amas cellulaire central oder auch masse cellulaire interne (1899) (= Furchungskugelrest der Autoren). In späteren Stadien ist der amas cellulaire interne geteilt in die couche lécithophorale (= Paraderm oder Dotterblatt) und den bouton embryonnaire (Embryonalknopf). Außerdem ist durch den Zusammenfluß intracellular im amas cellulaire interne aufgetretener Vakuolen das Lécithocèle (Lecithocoel oder cavité blastodermique) entstanden, das mit Flüssigkeit gefüllt ist. Als Lécithophore bezeichnet van Beneden die Gesamtheit (l'ensemble) von couche lécithophorale und Lecithocoel samt dessen Inhalt. Als Blastophor bezeichnet er das Cylinderepithel, das aus den

[1]) Über den Gebrauch des Ausdruckes Hypoblast von seiten van Benedens s. oben.

Zellen des bouton embryonnaire hervorgeht und z. B. den Boden der „primären Amnionhöhle" (cavité amniotique primaire) bildet. Hat sich diese Höhle gebildet, so tritt der Blastophor an seinem Rand mit dem Cytoblast (der inneren Schicht der couche enveloppante) in Verbindung, während der Plasmodiblast (die äußere Schicht der couche enveloppante) die Decke der Amnionhöhle bildet.

Die heillose Verwirrung, die heute in der Frage nach der Gastrulation der Wirbeltiere herrscht, kommt in erster Linie auf Rechnung der zahlreichen Publikationen Hubrechts und Keibels, die seit 25 Jahren eifrig bestrebt sind, die von van Beneden und mir aufgestellte und begründete Theorie der Gastrulation der Amnioten im allgemeinen und der Säugetiere im besonderen zu widerlegen und durch eine andere, bessere, zu ersetzen. Während beide Forscher durch lange Zeit die Gastrulation der Wirbeltiere in zwei Etappen verlaufen ließen, die Hubrecht als cenogenetische[1]) und palingenetische, Keibel als erste und zweite Phase der Gastrulation bezeichnet hatten, gaben sie gemeinsam im Jahre 1905 die Erklärung ab, daß die Unterscheidung einer zweiten Phase oder zweiten Hälfte der Gastrulation fallen solle. (Hubrecht hatte seinerseits schon 1902 [Tarsius s. unten] seinen ursprünglichen Standpunkt verlassen.) Sie rechnen jetzt nur mehr die Bildung derjenigen Schicht des Embryo, die nach ihrer Ansicht das ganze Entoderm des Embryo und seiner Anhangsorgane liefere, zur Gastrulation. Das Jahr 1905 bezeichnet also gewissermaßen einen Wendepunkt in der Geschichte der merkwürdigen, von den genannten Forschern inaugurierten Lehre[2]). Die beiden Erklärungen erschienen zu gleicher Zeit deutsch im Anat. Anz. und englisch im Quart. Journ. of micr. Science. — Es erscheint unbedingt notwendig, nicht bloß diese beiden Erklärungen, sondern auch die anderen, älteren und neueren Arbeiten der genannten Forscher, wenigstens die wichtigsten, genauer zu analysieren. Ich beginne mit Hubrecht, der von Anfang an in der Frage der rührigere war.

Hubrecht beginnt seine Auseinandersetzungen in jener Erklärung mit einer historischen Einleitung „Über den Begriff der Gastrulation, wie er von Haeckel und Ray Lankester in die Wissenschaft ein-

[1]) Ich schreibe mit Haeckel, der diesen Ausdruck geschaffen hat, „cenogenetisch", nicht „caenogenetisch", wie Gegenbaur oder „kainogenetisch" wie Mehnert.

[2]) Dies gilt wenigstens für Keibel, für Hubrecht gilt das Jahr 1902.

geführt wurde" (S. 354). Dazu bemerke ich, daß sowohl der Ausdruck Gastrula für die allen Metazoen gemeinsame Keimform, als auch der Ausdruck Gastraea für die korrespondierende Stammform von Haeckel stammen, der sie zuerst im Jahre 1872 in seiner Monographie der Kalkschwämme und 1874 in der Gastraetheorie gebrauchte[1]). Die wichtigste Arbeit Ray Lankesters über diesen Gegenstand erschien im Mai 1872 (Annals and Magazine of Natural History XI) und führte den Titel: „On the primitive Cell-layers of the Embryo as the Basis of Genealogical Classification of Animals, and on the Origin of Vascular and Lymph Systems." (Der wesentliche Inhalt wurde schon zu Michaelis im University College in Oxford vorgetragen.) Er unterschied hier eine „Planula without orifice" und eine „Planula with orifice"; jene entspricht der Planula, diese der Gastrula Haeckels. Diese Arbeit scheint Hubrecht nicht gekannt zu haben; er zitiert nur die weniger wichtige Arbeit Ray Lankesters „On the invaginate Planula of Paludina vivipara" aus dem Jahre 1875 (Quart. Journ. of micr. Science XV). Hubrecht definiert die Gastrulation folgendermaßen: „Die Gastrulation ist ein Vorgang, bei dem ein Darmentoderm sich einem Hautektoderm gegenüber differenziert und somit aus der einschichtigen Keimanlage eine zweischichtige hervorgeht" (S. 357). Es sei ganz falsch, sich den Prozeß der Gastrulation untrennbar mit einer Invagination verbunden zu denken.

Die Definition Hubrechts schließt einen schweren, verhängnisvollen Irrtum ein. Wir werden sehen, daß überall, wo wir die Furchung und Keimblätterbildung Zelle für Zelle verfolgen können, das Darmentoderm oder die Anlage des Darmepithels und seiner Derivate schon vor dem Beginn der Gastrulation, in manchen Fällen sogar sehr lange vor dieser Zeit, zur Differenzierung gelangt, daß also die Gastrulation in erster Linie nicht ein Differenzierungs-, sondern

[1]) In der Monographie der Kalkschwämme (I. Bd., S. 333) ließ er die „Gastrula oder Magenlarve" bei den Kalkschwämmen aus der „Planula" (wie sie z. B. bei Leucandra und Ascandra vorkomme) entstehen. Die Planula besitze noch keine Mundöffnung. In der Gastraeatheorie (Jen. Zeitschr. f. Naturwissenschaften VIII, 1874) definiert er die Gastrula genauer. Schon im Jahre 1872 schreibt er ihr „eine außerordentlich große Bedeutung für die generelle Phylogenie des Tierreiches" zu, und im Jahre 1874 nennt er sie „die wichtigste und bedeutungsvollste Embryonalform des Tierreiches" (S. 16).

ein Wachstumsprozeß ist. Wir haben keinen Grund anzunehmen, daß es bei den Tieren, bei welchen wir die Furchung bisher noch nicht Zelle für Zelle verfolgen konnten, prinzipiell anders sei. Was dagegen die Bemerkung betrifft, daß die Gastrulation nicht notwendig mit einer Invagination verbunden sei, so wundere ich mich, daß Hubrecht nicht wissen sollte, daß man schon vor mehr als 30 Jahren zwischen Gastrulation durch Embolie und Gastrulation durch Epibolie unterschieden hat. Hubrecht meint, bei den Wirbeltieren (doch wohl mit Ausnahme des Amphioxus?) sei die Gastrulation bereits absolviert, wenn eine Invagination auftrete; Ektoderm und Entoderm seien bereits gebildet, und die Invagination habe also mit der Gastrulation gar nichts zu tun. Die Invagination ziele darauf hin, „das bilateral-symmetrische, metamere Wirbeltier aufzubauen"; sie sei daher „als Bildung der Rumpfknospe oder als Notogenesis" aufzufassen, und diese schließe sich der Cephalogenesis oder Bildung der zweiblätterigen Scheitelknospe, die allein als Gastrulation zu bezeichnen sei, zeitlich an. — Bei allen Wirbeltieren (mit Ausnahme des Amphioxus) entstehe die Doppelblätterigkeit durch Delamination. „Das Entoderm entsteht immer durch eine ungemein deutliche Delamination in einem Zellenkomplex, welcher der einschichtigen Blastula vergleichbar ist." Dies wird für die Sauropsiden, Säugetiere, Elasmobranchier, Amphibien, Cyclostomen, viele Ganoiden und Dipnöer behauptet. Sobald der Blastoporus auftrete, „haben wir es nicht mehr mit dem Gastrulationsprozeß, sondern mit jenem der Bildung des metameren, bilateral symmetrischen Rückens und der Chorda zu tun." „Die nackten Tatsachen zwingen uns somit zu der Schlußfolgerung: Bei den Acraniern (Amphioxus) entsteht die Gastrula durch Invagination, bei den Cranioten (allen übrigen Vertebraten) durch Delamination." — Im höchsten Grade merkwürdig ist, daß Hubrecht auf S. 360 von der Trochophora als von einem „radiären, zweiblätterigen Larvenstadium" spricht! Das beruht keineswegs auf einem Lapsus calami, sondern auf einem wohlüberlegten Vergleich, der genau durchgeführt wird. Man traut seinen Augen nicht, wenn man solche Dinge liest. Wozu hat Haeckel seine „Generelle Morphologie der Organismen" geschrieben, in der er die Grundformenlehre oder Promorphologie so ausführlich begründete, wenn so etwas zu behaupten möglich ist? Kennt denn Hubrecht die schönen Arbeiten Hatscheks, der im Jahre 1878 den Begriff der Trochophora geschaffen hat,

nicht? Die Arbeiten über die Entwicklung von Polygordius, Pedicellina, Teredo, Echiurus, Serpula usw.? Und wenn sie seinem Gedächtnis so völlig entschwunden sein sollten, warum sieht er sich nicht wenigstens die schönen Modelle Zieglers an? Vielleicht überzeugt er sich dann doch, daß es strenger bilateral-symmetrische oder eudipleure (Haeckel) Larvenformen überhaupt kaum geben kann. Hubrecht meint, die Trochophora sei der eigentlichen Gastrula der Wirbeltiere zu vergleichen. Die Vorgänge, die auf die Delamination, welche, wie erwähnt, allein als Gastrulation bezeichnet wird, folgen, haben nach ihm mit der eigentlichen Gastrulation nichts zu tun. Was Hubrecht früher (Sorex 1890) als zweite oder, wie er meinte, palingenetische Hälfte der Gastrulation (= zweite Phase der Gastrulation nach Keibel) bezeichnet hatte, habe also nach seiner jetzigen Auffassung mit der Gastrulation nichts mehr zu tun. Vom Primitivstreifen heißt es, er könne „nie mit einem Blastoporus oder Urmund verglichen werden, auch nicht mit den Lippen des Blastoporus“. — „Die Erklärung der Tatsache, daß das gegenseitige Verhältnis zwischen den früheren Gastrulationsphasen der Wirbeltiere und ihren späteren Wachstums- und Ausbildungsstadien so lange ganz falsch aufgefaßt worden seien, liege eben darin, daß man dem Amphioxus eine unmotivierte Bedeutung beigemessen hat.“

Ich lasse nun gleich eine kurze Besprechung der Erklärung Keibels folgen, die sich unmittelbar an diese Erklärung Hubrechts anschloß, um dann zu den anderen Arbeiten Hubrechts überzugehen. Keibel gibt zunächst Hubrecht darin vollkommen recht, daß man „den Begriff der Invagination nicht in die Definition des Gastrulationsvorganges aufnehmen“ dürfe. Er selbst definiert jetzt (zum Unterschied von früher) die Gastrulation folgendermaßen: „Die Gastrulation ist der Vorgang, durch welchen sich die Zellen des Metazoenkeimes in Ektoderm und Entoderm sondern, unter Entoderm sind dabei nur die den Darm bildenden Zellen zu verstehen“ (Anat. Anz. 26. Bd., S. 367). Weiter heißt es im Anschluß an Hubrecht, daß der Primitivstreifen nicht dem Urmund oder Gastrularande homolog zu setzen sei, wenn er auch zu diesem sehr nahe und wichtige Beziehungen habe. Ferner erkennt auch Keibel die Unterscheidung von Cephalogenesis und Notogenesis als berechtigt an und erinnert dabei an die Arbeiten von Kopsch (1896) und Jablonowski (1898) über die Entwicklung der Salmoniden. — Sodann hält auch Keibel den Amphioxus für eine abseits stehende Form. Von besonderer Wichtigkeit ist

dann noch folgende Bemerkung: „Wir werden in Zukunft nur das, was ich als erste Phase der Gastrulation definiert habe, überhaupt Gastrulation nennen dürfen. Die sogenannte zweite Phase der Gastrulation darf nicht mehr Gastrulation genannt werden; sie ist als Chorda- und Mesodermbildung zu bezeichnen und als ein den Vertebraten eigentümlicher Vorgang zu behandeln." Die Grenze zwischen den beiden Vorgängen sei aber vielfach schwer festzustellen. So stimmt also Keibel jetzt „in allem Wesentlichen" mit Hubrecht überein, und es herrscht zwischen beiden die schönste Harmonie! Im Detail glaubt Keibel aber doch noch eine eigene Meinung bewahren zu sollen; so möchte er der Invagination bei der Gastrulation doch noch eine größere Rolle zuschreiben, als es Hubrecht tut. — Zum Schlusse meint er, ebenso wie dies auch Hubrecht[1]) seinerseits ausgesprochen hat, daß man nunmehr die Nomenklatur zu ändern habe! Bevor sie aber daran gehen, möchte ich ihnen noch ein genaues Studium von Schopenhauers Abhandlung „Über die vierfache Wurzel des Satzes vom zureichenden Grunde" empfehlen[2]).

[1]) U. a. verlangt Hubrecht auch in der „Säugetierontogenese" (1908, S. 21) eine neue Nomenklatur, „damit die Verwirrung, welche bis jetzt auf diesem Gebiet besteht, verschwinde!" (Vgl. auch l. c. S. 85, Anm.)

[2]) Vor langer Zeit wurde einmal auf einem Anatomenkongreß (dem ich übrigens nicht beiwohnte) eine Kommission eingesetzt, die sich mit den Vorarbeiten für die Schaffung einer einheitlichen entwicklungsgeschichtlichen Nomenklatur beschäftigen sollte. Wenn ich nicht irre, gehörten dieser Kommission Waldeyer, His, Keibel und ich an. Die Kommission wurde nie einberufen, hat sich aber auch nie aufgelöst. Das letztere war überflüssig, da ohnedies alsbald niemand mehr an die Existenz dieser Kommission dachte, und das erstere war ganz zweckmäßig, da die Kommission nur Unheil hätte stiften können. Ich halte nichts für gefährlicher, als eine Wissenschaft in Fesseln zu schlagen. Wenn es sich um eine so alte Wissenschaft handelt, wie die Anatomie, und um die Bezeichnung von Dingen, an deren Existenz und Bedeutung niemand zweifeln kann, so mag man, wie dies ja geschehen ist, zur leichteren Verständigung eine bestimmte Nomenklatur vorschlagen. Bei der Entwicklungsgeschichte befinden wir uns aber in einem ganz anderen Fall; hier haben wir es mit einer jungen Wissenschaft zu tun, einer Wissenschaft, die selbst noch im vollen Werden, in voller Entwicklung begriffen ist, und hier muß jedem Forscher vollste Freiheit gelassen sein; wohin würde es führen, wenn man etwa Bonnet zwingen wollte, in seinem Lehrbuch den Ausdruck „Urdarmstrang", den er für den Kopffortsatz gebraucht, mit dem von O. Hertwig in seinem Lehrbuch gebrauchten Ausdruck „Mesodermsäckchen" zu vertauschen. Die beiden Ausdrücke sind keineswegs gleichgültig und unverfänglich: hinter jedem steckt eine Theorie, und die

Ich würde am liebsten darauf verzichten, die einzelnen Arbeiten der beiden Autoren eingehend zu besprechen. Indessen halte ich es für notwendig, zu untersuchen, welche Beweise sie für ihre Auffassung beizubringen vermögen. Was zunächst Hubrecht betrifft, so hat er im Jahre 1908 im Quart. Journ. of micr. Science, Vol. L. III, eine große, zusammenfassende Abhandlung über den Gegenstand veröffentlicht, die den Titel führt: Early Ontogenetic Phenomena in Mammals, and their Bearing on our Interpretation of the Phylogeny of the Vertebrates. Im folgenden Jahre ließ er eine von ihm selbst veranstaltete, fast wörtliche deutsche Übersetzung unter dem Titel: „Die Säugetierontogenese in ihrer Bedeutung für die Phylogenie der Wirbeltiere“ (Jena, Fischer 1909; 247 Seiten) erscheinen. An diese letztere werde ich mich bei der folgenden Besprechung halten. Nach einer sehr mangelhaften Einleitung gibt Hubrecht zunächst eine Literaturübersicht. Schon Sobotta hat über die Oberflächlichkeit derselben geklagt, und ich kann dieses Urteil nur bestätigen. Man höre nur: Bischoff, dem gewiß jeder Embryologe die größte Verehrung entgegenbringt, der die ersten Arbeiten über die Entwicklung des Hundes, des Kaninchens, des Rehes, des Meerschweinchens veröffentlichte, der zuerst den Unterschied zwischen dem Dotterkugel- oder Furchungskugelrest und der Wand der Vesicula blastodermica erkannte, fehlt in diesem Verzeichnis; ebenso Reichert, der die sogenannte, von Bischoff entdeckte Keimblattumkehr oder Keimblattinversion des Meerschweinchens genauer untersuchte; Rauber, der die Deckzellen fand und als vergängliche Bildungen richtig deutete; Kölliker, der die erste genaue Beschreibung der Area embryonalis, des Primitivstreifens und der Entwicklung des Mesoderms des Kaninchens gab; Sobotta, dem wir eine Reihe ausgezeichneter Arbeiten über die Furchung und Keimblätterbildung der

beiden Theorien schließen sich einander direkt aus. Sollen Keibel und Hubrecht die neue Nomenklatur bestimmen? Soll in einer solchen Kommission, etwa nach Beiziehung einiger neuer Mitglieder, abgestimmt werden? Wer hat den Kopffortsatz genau untersucht? Ich werde zeigen, daß sogar Keibel, der mit Hubrecht im Bunde das große Wort in dieser Sache führt, keinen klaren Begriff davon hat, wie eigentlich der Kopffortsatz eines Säugetierembryos aussieht und wie er gebaut ist. Und nun soll vielleicht er, oder sollen noch einige andere dazu, die nie einen Kopffortsatz untersucht haben, darüber abstimmen, wie man das Ding nennen soll? Für solche Fesselungsversuche der Wissenschaft werde ich nie und nimmer zu haben sein!

Maus verdanken; Grosser und Widakowich, die in ähnlicher Weise über die Entwicklung der Ratte gearbeitet haben; Lieberkühn, der den von ihm so genannten Chordakanal der Säugetiere, der in der Frage nach der Gastrulation eine so große Rolle gespielt hat und noch spielt, entdeckte; Strahl, dessen Arbeiten gleichfalls für die hier behandelte Frage von großer Wichtigkeit waren; auch ich, der ich in den Jahren 1888 und 1889 auf Grund eigener Untersuchungen am Huhn und Kaninchen die erste abgeschlossene Theorie der Gastrulation der Amnioten brachte, wir alle fehlen in dieser Literaturübersicht! Dagegen zitiert sich Hubrecht selbst nicht weniger als fünfmal! Einzelne der genannten Autoren werden doch wenigstens später im Text oder aber im Literaturverzeichnis am Schlusse des Buches genannt, so z. B. Bischoff, Kölliker und Strahl. Die Namen Sobotta, Lieberkühn usw. finden sich aber auch dort nicht. Auch mein Name fehlt; ich werde nur ab und zu im Text genannt, aber ohne daß auch nur der leiseste Versuch gemacht würde, mich zu widerlegen.

Aber auch sonst läßt die Berücksichtigung der Literatur so ziemlich alles zu wünschen übrig; was soll man dazu sagen, wenn Hubrecht in dem Kapitel über Amphibien versichert, er werde die wichtigeren und sorgfältigeren Beschreibungen der Amphibienentwicklung vornehmen (S. 65) und wenn man dann die Namen O. Hertwig und O. Schultze vermißt? Davon, wie es mir ergeht, will ich nicht weiter reden; „Solamen miseris, socios habuisse malorum!“ Zu der souveränen Art, mit der Hubrecht die Literatur behandelt, will es schlecht passen, daß seine eigenen Erfahrungen über das Gebiet der Säugetierentwicklung nicht hinausreichen; auf S. 76, in der Einleitung zum Kapitel über die „Sauropsiden und Ornithodelphia“, heißt es: „Mit Bezug auf diese Klassen habe ich keine eigenen Wahrnehmungen zu verzeichnen.“ Man kann selbstverständlich nicht verlangen, daß jeder Embryologe die Entwicklung der Monotremen aus eigener Anschauung kenne, wohl aber darf man verlangen, daß er sich in der Entwicklung des Hühnchens ein wenig umgesehen habe. Hubrecht kennt aber auch die Entwicklung der Anamnier nicht aus eigener Erfahrung. Alles, was er über die Entwicklung der Cyclostomen, Selachier, Amphibien usw. sagt, weist mit Entschiedenheit darauf hin, daß ihm auch hier jegliche eigene Erfahrung fehlt. Ich möchte auch sehr bezweifeln, ob er jemals eine Gastrula eines Amphioxus selbst untersucht hat; indessen hat ja, wie er meint, Am-

phioxus seine Rolle ausgespielt! So urteilt also Hubrecht über Dinge, über welche seine eigenen Erfahrungen nur äußerst dürftige sind, und man staunt, woher er die Sicherheit nimmt, mit der er dabei jedesmal auftritt. Freilich wird man alsbald gewahr, daß er mit seinem Urteil jedesmal mit absoluter Sicherheit daneben trifft; das ist eben der Fluch und die notwendige Folge des Mangels jeglicher allgemeiner Erfahrung.

Was nun seine eigenen Untersuchungen an Säugetieren betrifft, so ist es natürlich schwer, über seine Präparate, also über die Grundlagen, die zu seinen Schlüssen gedient haben, ein Urteil abzugeben, solange man sie nicht gesehen hat. Wenn man aber annehmen darf, daß die Zeichnungen naturgetreu sind, so darf man wohl sagen, daß die übergroße Mehrzahl der Präparate unmöglich gut sein kann, ja die meisten müssen geradezu schlecht sein, und ich für meinen Teil begreife nicht, wie man solche Präparate überhaupt aufbewahren, geschweige denn abbilden kann. Ähnlich hat schon Sobotta darüber geurteilt und wohl jeder, der die zahlreichen Abbildungen, die Hubrecht etwa in seiner Tarsiusarbeit gibt, aufmerksam betrachtet, muß auf denselben Gedanken kommen. Schon im Jahre 1888 hat van Beneden gemeint, die von Hubrecht untersuchten Igelkeimblasen seien „manifestement mal conservés" gewesen. Das schließt aber keineswegs aus, daß Hubrecht unter seinen Präparaten auch eine kleine Anzahl guter gehabt hat, wie gleich weiter unten noch ausdrücklich anerkannt werden soll.

Aber ich will über alle Mängel hinwegsehen und annehmen, die Erfahrungen Hubrechts wären sehr viel ausgedehntere, als er uns mitteilt, und sie berechtigten ihn wirklich, über die wichtigen und schwierigen Fragen, an deren Beantwortung er sich herangemacht hat, ein Urteil abzugeben. — Ich frage also zunächst, wo sind die Beweise für die Behauptung, daß die Zellschicht, die van Beneden als Lecithophor bezeichnet, die Hubrecht Hypoblast oder auch Entoderm nennt, wirklich das g a n z e Entoderm, d. h. nicht bloß das Entoderm des Dottersackes und der Allantois, also das außerembryonale und eventuell auch einen Teil des embryonalen, sondern auch das Darmentoderm, das Epithel des Darmtractus und seiner Anhangsorgane, also das ganze embryonale Entoderm, liefert? D i e s e F r a g e s c h e i n t H u b r e c h t ü b e r h a u p t n i c h t i n E r w ä g u n g g e z o g e n z u h a b e n, w e n i g s t e n s w i r d s i e n i r g e n d s a u f g e w o r f e n, n i r g e n d s z u b e a n t w o r t e n g e s u c h t. Für Hu-

brecht scheint der Satz, daß das Entoderm, d. h. van Benedens Lecithophor, außer dem außerembryonalen Entoderm auch das ganze Darmepithel des Embryo liefere, ein unumstößliches Axiom zu sein. Ich muß daher versuchen, die Frage, um die es sich dreht, anders zu stellen. Hat Hubrecht den Beweis erbracht oder zu erbringen gesucht, daß sein „Protochordalknoten“ nur die Chorda und einen Teil des Mesoderms, aber kein Entoderm liefere? Auch diese Frage hat sich Hubrecht augenscheinlich nie gestellt. Und doch hätte sie ihm sehr nahe liegen sollen, sogar auf Grund eines Teiles seiner eigenen Präparate. Ich hebe ganz besonders die Fig. 77 und 78 auf S. 50 hervor, welche Längsschnitte durch Tarsiusschilde darstellen. Die Bilder gehören zu den besten und instruktivsten des ganzen Buches und sind offenbar nach guten Präparaten angefertigt. Hätten Hubrecht immer solche vorgelegen, so würde er meiner Überzeugung nach nie zu den merkwürdigen Ansichten gekommen sein, die er seit einem Vierteljahrhundert verteidigt. Die Fig. 77 zeigt einen sehr gut entwickelten Lieberkühnschen Kanal (Chordakanal), der hinten an der Oberfläche des Keimes mit einem weiten Canalis neurentericus ausmündet. Die nächste Fig. 78 zeigt einen Sagittalschnitt durch eine bedeutend weiter entwickelte Area; der Lieberkühnsche Kanal ist schon in die Höhle der Blastocyste durchgebrochen, und nur sein hinteres Ende ist als Canalis neurentericus zurückgeblieben. Ich möchte an dem ersten Bilde nur in Frage stellen, ob wirklich die dorsale Wand des Lieberkühnschen Kanals auf einem Medianschnitt so dick ist, wie sie dort abgebildet ist und umgekehrt, ob die ventrale Wand nicht um eine oder zwei Zellagen dicker ist. Dann würde das Bild viel leichter auf die bekannten, aus mehreren Schnitten kombinierten Längsschnittbilder von Fledermausembryonen zu beziehen sein, die van Beneden im Jahre 1899 mitgeteilt hat, und die sich auch in der zweiten seiner nachgelassenen Publikationen finden. Die plaque notochordale des Kopffortsatzes ist allem Anschein nach überall, sowohl bei den Säugetieren als bei den Sauropsiden, einschichtig; die plaque entérique ist dagegen stets dicker, und die Zellkerne liegen in ihr in mehreren Lagen übereinander. Beim Embryo der Fig. 77 war die plaque entérique des Kopffortsatzes schon mit dem Lecithophor zur plaque lécitho-entérique verschmolzen. Was die Fig. 78 betrifft, so glaube ich, daß der Schnitt nicht genau sagittal, sondern ein wenig schief durch den Embryo

ging; die Chordaplatte müßte meiner Ansicht nach hinten dünner sein und vorn etwas weiter reichen. Sonst aber sind die beiden Bilder gut und brauchbar, und es ist nur zu bedauern, daß sie nicht in größerem Maßstabe gezeichnet sind. Ein gutes Bild, das die Darmplatte vom Lecithophor getrennt zeigt, finde ich bei Hubrecht nicht. Übrigens soll ja bei Tarsius der Kopffortsatz fehlen, eine Angabe, die ich für ganz und gar unmöglich halte, und die schon durch die Fig. 77 widerlegt wird! In so prinzipiellen Punkten müssen alle placentalen Säugetiere miteinander übereinstimmen. — So kann ich also, wie ich noch des weiteren ausführen könnte, wenn ich aus der Unmasse von Bildern, die Hubrecht von Tarsius und anderen Formen bringt, die besten heraussuche, eine volle Übereinstimmung der tatsächlichen Verhältnisse mit denen van Beneden und von mir beschriebenen konstatieren. Freilich steht mit einer solchen Auffassung der Text der Hubrechtschen Abhandlungen in schroffstem Widerspruch. — Statt einer Widerlegung oder auch nur des Versuches einer Widerlegung unserer Auffassung der Gastrulation der Amnioten finden sich nur Sätze wie folgender: „Sie (i. e. die Chordahöhle oder den Chordakanal Lieberkühns) als Archenteron zu bezeichnen, wie es van Beneden vorgeschlagen hat, und dabei das ursprüngliche Entoderm zu der Bedeutung eines Lecithophors herabzusetzen, ist eine verwerfliche Hypothese" (S. 88). Natürlich kann sich Hubrecht auch mit unserer Beschreibung der Entwicklung des Mesoderms nicht einverstanden erklären. So sagt er einmal (S. 40), daß „ein Teil der theoretischen, von Rabl vertretenen Ansichten über Mesoblastbildung, wie sie von der Mehrzahl der Embryologen angenommen werden, verlassen werden müssen". Für mich und wohl auch, wie aus seiner nachgelassenen Monographie über den Primitivstreifen hervorgeht, für van Beneden gibt es nur eine einzige Ursprungsquelle des Mesoderms, nämlich das seitliche und hintere Urmundgebiet (vgl. damit die späteren Ausführungen); das Mesoderm, das ich als „peristomales" bezeichnet habe, ist, wie schon der Name sagt, direkt Urmundmesoderm; das Mesoderm, für das ich den Namen „gastrales" vorgeschlagen habe, ist, wie u. a. auch O. Hertwig ganz richtig betont hat, nur in topographischer, nicht in genetischer Beziehung vom peristomalen verschieden; es ist gleichfalls aufs Urmundgebiet zurückzuführen, indem es sich von dem vordersten Teil des Mesodermbezirkes dieses Gebietes ableitet." Ich werde darauf später noch genauer eingehen.

Hubrecht dagegen unterscheidet nicht weniger als vier Ursprungsquellen des Mesoderms; zwei davon sollen dem Entoderm (Entoderm im Sinne Hubrechts, i. e. Lecithophor van Benedens) angehören, zwei dem Ektoderm. Die entodermalen sind die von ihm so genannte Protochordalplatte oder Bonnets Ergänzungsplatte (vgl. darüber die Bemerkungen über die Termini technici) und eine ringförmige, die eigentliche Embryonalanlage umgebende Proliferationszone. Die ektodermalen Ursprungsquellen sind der Protochordalknoten (womit entweder [Tarsius] der Hensensche Knoten allein oder aber dieser zusammen mit dem Kopffortsatz gemeint ist) und der Primitivstreifen. Von dem letzteren soll sich der „ventrale Mesoblast" ableiten. Dazu bemerke ich folgendes: 1. Die Protochordalplatte ist das vorderste Ende des im Lecithophor vorgeschobenen Kopffortsatzes oder Urdarmsäckchens; das daraus hervorgehende Mesoderm ist also „gastrales" in dem erwähnten Sinne. Dieser Teil des gastralen Mesoderms bleibt weitaus am längsten mit dem Entoderm in Verbindung und löst sich erst sehr spät von ihm ab. 2. Eine ringförmige, entodermale Proliferationszone des Mesoderms gibt es nicht. Das haben schon die im Jahre 1882 erschienenen, sorgfältigen Untersuchungen Köllikers über die Entwicklung des Mesoderms des Kaninchens mit absoluter Sicherheit gezeigt; das haben mit gleicher Sicherheit meine im Jahre 1889 veröffentlichten Untersuchungen über die Mesodermentwicklung des Huhns und des Kaninchens dargetan, und das gleiche beweisen auch die in van Benedens nachgelassener Monographie über den Primitivstreifen ausführlich mitgeteilten Beobachtungen über die Mesodermbildung des Kaninchens und der Fledermaus. Diese Beobachtungen lassen uns auch verstehen, wie Hubrecht zur Unterscheidung einer ringförmigen Proliferationszone gekommen ist. Das Mesoderm dieser Zone ist nämlich Primitivstreifenmesoderm, also peristomales Mesoderm. 3. Insoweit der Protochordalknoten Hubrechts dem Hensenschen Knoten entspricht, ist das von ihm aus entstehende Mesoderm dem vordersten Teil meines peristomalen Mesoderms gleichzusetzen; insoweit er auch dem Kopffortsatz entspricht, ist das Mesoderm gastrales. 4. Das sogenannte „ventrale Mesoderm" Hubrechts ist typisches peristomales Mesoderm. — Die Chorda soll vorn aus der Protochordalplatte und weiter hinten aus dem Protochordalknoten entstehen: vorn also aus dem Entoderm, hinten aus dem Ektoderm. Man sieht zu welchem Widersinn

Hubrechts Auffassung führt. — So faßt also Hubrecht gerade diejenigen Prozesse, die nach van Benedens und meiner Ansicht den eigentlichen Inhalt der Gastrulation ausmachen, vor allem die Bildung des Kopffortsatzes und des Primitivstreifens, als jenseits der Gastrulation liegende Vorgänge auf, Vorgänge, die den Inhalt seiner „Notogenesis" bilden; diejenigen Prozesse dagegen, die unserer Auffassung nach der Gastrulation vorausgehen, mit ihr selbst aber noch nichts zu tun haben, nämlich die Scheidung oder Trennung des eigentlichen Keimes (Embryoblasts Rabl oder Blastophors van Beneden) von den zwei außerembryonalen Zellschichten, dem Trophoblast und Lecithoblast, sollen den eigentlichen Inhalt der Gastrulation ausmachen. Wie Hubrecht in der obenerwähnten Erklärung betont hat, läßt er aus dem Furchungskugelrest der Autoren oder dem Embryonalknoten (amas cellulaire interne van Beneden) durch Delamination das Entoderm (in seinem Sinn, also den Lecithophor van Benedens) entstehen; der Rest des Knotens sei das embryonale Ektoderm (mein Embryoblast). Mit dieser Delamination sei die Gastrulation der Säugetiere beendigt. Alle späteren Vorgänge haben mit ihr nichts mehr zu tun. Zuweilen trete übrigens bei den Säugetieren ein Blastoporus auf; darunter versteht Hubrecht den sogenannten Blastoporus der Metagastrula van Benedens; dieser „verflüchtige" sich aber wieder und an seiner Stelle erscheine der Protochordalknoten; hinter diesem bilde sich aus einer Wucherungszone des Ektoderms der Primitivstreifen. Diese beiden Bildungen (Protochordalknoten und Primitivstreifen) dürfe man aber keineswegs mit dem Urmund oder den Urmundlippen einer Gastrula vergleichen, sondern vielmehr „mit einem verlängerten Stomodaealschlitz, der schon in den hypothetischen Stammformen (der Wirbeltiere) nicht mehr ein Blastoporus war, sondern ein dorsaler Mundschlitz, ein Rückenmund eines vermatinialen Entwicklungsstadiums". Ein solches „vermactiniales Stadium der Vertebratenphylogenese" wird dann in effigie vorgeführt. Hiermit lehnt sich Hubrecht an die oben dargelegten Ansichten van Benedens an; nur daß dieser seine Hypothese in viel eleganterer Form vorzubringen verstand. Dieser gewiß recht kühnen Hypothese wird sofort eine zweite, nicht minder kühne angeschlossen: der Trophoblast leite sich von einer Larvenhaut ab, die schon die Vorfahren der Wirbeltiere, ähnlich wie heute noch die Nemertinen und Gephyreen, besessen haben sollen. Eine solche

Vorstellung, meint Hubrecht, sei durchaus nicht künstlich oder gezwungen!

Die eigentlichen grundlegenden Arbeiten Hubrechts fallen alle in die Zeit von 1888 bis 1905. Sie behandeln die Entwicklung von Erinaceus (1888 und 1889), Sorex (1890), Tupaja (1895 und 1899) und Tarsius (1902)[1]. Später (1907) schienen dann in den Keibelschen Normentafeln die Untersuchungen über Nycticebus, und endlich finden sich an einzelnen Stellen der zitierten Arbeiten Mitteilungen über Galeopithecus und Manis. Von seinen Arbeiten aus den letzten Jahren erwähne ich nur seine Abhandlung über „frühe Entwicklungsstadien des Igels und ihre Bedeutung für die Vorgeschichte (Phylogenese) des Amnions“ (Festschrift für Spengel, II. Bd., 1912, Zoologische Jahrbücher, Suppl. 15). Soweit der wesentliche Inhalt dieser Arbeit in Frage kommt, werde ich noch später darauf zurückkommen. Im übrigen enthält sie nur eine breite Wiederholung dessen, was in den anderen Schriften Hubrechts enthalten ist. — Die vor dem Jahre 1905, also vor Veröffentlichung der obenerwähnten Erklärung, erschienenen Arbeiten unterschieden sich indessen in ihren Schlußfolgerungen von den späteren wesentlich dadurch, daß Hubrecht ursprünglich, wie schon erwähnt, ähnlich wie Keibel, die Gastrulation in zwei Phasen oder zwei Hälften verlaufen ließ, indem er alle Vorgänge, die er später als Notogenesis bezeichnete, als Inhalt der zweiten Hälfte der Gastrulation auffaßte. Kleine Abweichungen sind von wenig Bedeutung. So läßt er beispielsweise in der Arbeit über Sorex aus dem Jahre 1890 das mittlere Keimblatt aus drei, nicht aus vier Quellen den Ursprung nehmen: aus a) der Protochordalplatte, b) dem Primitivstreifen („gastrula ridge“) und seinem nach vorn gerichteten Fortsatz (dem Kopffortsatz), den er schon hier als Protochordal wedge bezeichnet (auch der Ausdruck Protochordal plate wird hier zum ersten Male gebraucht) und c) einer ringförmigen Zone des Hypoblasts (im Sinne der oben dargelegten Auffassung Hubrechts). Die an zweiter Stelle genannte Mesoblastquelle, den Kopffortsatz und den Primitivstreifen, hat er

[1]) Die Jahreszahlen sollen nur angeben, wann die wichtigsten der die betreffenden Formen behandelnden Publikationen erschienen sind; über Tarsius z. B. hat Hubrecht in sehr vielen früheren und späteren Arbeiten berichtet, zuletzt noch mit Keibel zusammen in dessen Normentafeln (1907).

später in zwei Teile geteilt[1]). Die wichtigste Arbeit Hubrechts ist aber wohl die über Tarsius (1902). Schon die Stellung, die er dieser, ganz allgemein zu den Prosimiern gerechneten Form anweist, erhöht das Interesse an seinen Ausführungen (vgl. Festschrift für Gegenbaur II, 1896). Hubrecht ist nämlich der Ansicht, daß die Ordnung der Prosimier aufzulassen und Tarsius zu den Primaten zu stellen sei. Er stützt sich dabei hauptsächlich auf die Ähnlichkeit, die Tarsius mit den Primaten in Beziehung auf den Bau der Placenta und der Keimblase aufweist, sowie auf gewisse Eigentümlichkeiten des Gebisses. (Ebenso stellt er den eocänen Anaptomorphus zu den Primaten.) In der Tat scheint mir die von Hubrecht aufgeworfene Frage einer gründlichen Prüfung wert zu sein. Daß dabei dem Bau der Placenta weniger Gewicht beizulegen sein wird als dem der Keimblase, dürfte wohl kaum zu bestreiten sein.

Wenn nun aber die Ordnung der Halbaffen aufgelöst werden soll, erhebt sich die Frage, wohin man Galago zu stellen habe, den man ganz allgemein zusammen mit Lemur, Nycticebus, Stenops und anderen zu den Lemuriden rechnet. Und doch scheint mir Galago ziemlich nahe Beziehungen zu Tarsius zu besitzen. Darauf weist vor allem der Bau seines Tarsus hin, durch den er sich von allen anderen „Lemuriden" ganz auffallend unterscheidet, während er andererseits darin ebenso auffallend mit Tarsius übereinstimmt. Bekanntlich weist der Name Tarsius auf die eigentümliche Beschaffenheit des Tarsus dieser Form hin. Der Fuß ist ganz außerordentlich verlängert, und diese Verlängerung wird in erster Linie durch den höchst merkwürdigen Tarsus bewirkt, dessen Calcaneus und Naviculare eine ganz außerordentliche und ungewöhnliche Länge erreichen. Der Calcaneus ist fast halb solang als die Tibia und das Naviculare etwa ein Drittel solang. Eine ganz ähnliche Verlänge-

[1]) Wie fast in allen Abhandlungen, in denen sich Hubrecht in historische Exkurse einläßt, finden sich auch in dieser viele Fehler. So begeht Hubrecht denselben Fehler, den Heape in seinen Arbeiten über die Entwicklung des Maulwurfs gemacht hat und der dann in zahlreichen englischen Abhandlungen wiederkehrte: er behauptet, Balfour sei der Erste gewesen, der den Primitivstreifen und die Primitivrinne mit dem Blastoporus verglichen habe. Ich habe schon früher auf die Unrichtigkeit dieser Behauptung aufmerksam gemacht. Balfour hat diese Ansicht zuerst in seinem Lehrbuch (1881), also volle fünf Jahre nach dem Erscheinen der Abhandlung Raubers über den Primitivstreifen und Urmund, ausgesprochen.

rung dieser beiden Knochen finden wir nun auch bei Galago; sie ist nur wenig geringer als bei Tarsius[1]).

Dieser Eigentümlichkeit würde nun kein größeres Gewicht beizulegen sein, wenn sie bei den Säugetieren öfter wiederkehrte. Dies ist aber nicht der Fall. Vielmehr stehen Tarsius und Galago ohne Beispiel unter den Säugetieren, ja unter den Amnioten überhaupt, da. Stets, wenn es gilt, den Fuß oder die Hand zu verlängern, also bei allen Tieren, welche gut springen können, verlängert sich der Mittelfuß (bei den Wiederkäuern und Raubtieren auch die Mittelhand), nie aber der Tarsus (bzw. der Carpus). Man denke nur an das Känguruh unter den Marsupialiern, an die Springmaus unter den Nagern, dann aber auch an die Perisso- und Artiodactylen und endlich an die Carnivoren, bei denen durchwegs Metatarsus und Metacarpus verlängert sind. Auch bei den Vögeln treffen wir das gleiche; auch hier ist es der Mittelfuß, der in die Länge wächst, und der der Hauptsache nach den sogenannten Lauf- oder Sprungknochen bildet. Auch bei den Reptilien, vor allem bei vielen Eidechsen, kommt die Verlängerung des Fußes auf Rechnung des Metatarsus und der Phalangen, nie auf Kosten des Tarsus. Erst bei den anuren Amphibien, den Fröschen und Kröten, begegnen wir einem analogen Modus der Verlängerung des Fußes, wie bei Tarsius und Galago, indem das Intermediotibiale (Tibiale der Autoren) und das Fibulare zu langen Röhrenknochen werden. So nehmen also die beiden genannten Formen eine Sonderstellung unter allen Säugetieren ein und zeigen Verhältnisse, wie sie sonst nirgends, mit Ausnahme der gänzlich abseits stehenden Anuren, wieder beobachtet werden. Es ist wohl ganz unwahrscheinlich, daß jede der beiden Formen für sich diese Eigentümlichkeiten des Tarsus erworben haben sollte. Leider ist mir über den Bau der Placenta und Nabelblase von Galago nichts bekannt; es wäre natürlich sehr wichtig, darüber etwas zu erfahren. — So gewinnt also, wenn man der Vermutung Hubrechts eine Berechtigung zuerkennt, Tarsius sehr wesentlich an Interesse.

In dieser Arbeit nun gibt Hubrecht, wie schon erwähnt, seine frühere Ansicht auf, daß die Gastrulation der Säugetiere in zwei

[1]) Bei einem Exemplar von Tarsius der Sammlung des Leipziger Anatomischen Institutes mißt der Calcaneus 26, das Naviculare ungefähr 20 und die Tibia 62 mm; bei Galago betragen diese Maße 33, 22 und 77 mm.

Hälften geteilt sei, indem er das, was er früher als zweite Hälfte bezeichnete, im Anschluß an Lwoff unter der Bezeichnung Notogenesis zusammenfaßt. Hubrecht verfügte bei seinen Untersuchungen über ein ungemein reichhaltiges Material, indem ihm nicht weniger als sechshundert schwangere Uteri zu Gebote standen. So war es ihm möglich, die Entwicklung von der Furchung an zu verfolgen. Freilich will mir scheinen, daß seine Ergebnisse zu der Menge des Materials gar nicht im Verhältnis stehen; es kommt eben bei jeder Untersuchung, abgesehen natürlich vom Untersucher selbst, sehr viel weniger auf die Quantität als auf die Qualität des untersuchten Materials an.

Die Höhle der Blastocyste läßt Hubrecht im Gegensatz zu van Beneden als intercellulare Spalte auftreten und mißt dieser Differenz eine „fundamentale" Bedeutung bei. Wie früher, bezeichnet er auch jetzt den Rest des Embryonalknotens (Furchungskugelrestes) als Epiblast, was, wie noch später erörtert werden wird, auf einer unrichtigen Deutung der ersten Entwicklungsvorgänge beruht. Auf diesem Wege muß er natürlich zu der Ansicht kommen, daß ein großer Teil des Mesoderms und der Chorda rein ektodermalen Ursprungs sei. Übrigens erkennt er ein mittleres Keimblatt im strengen Sinn des Wortes überhaupt nicht an und beruft sich in dieser Hinsicht auf Kleinenberg, dessen Arbeit über Lopadorhynchus (1886) er dafür herbeizieht. Über diesen Gegenstand und die Arbeit Kleinenbergs habe ich mich bereits in meiner Theorie des Mesoderms geäußert und will hier nicht wieder darauf zurückkommen. Wir werden ja später sehen, ob und inwieweit die Keimblättertheorie überhaupt noch aufrechterhalten werden kann. — Nur eine Beobachtung Hubrechts möchte ich noch besonders hervorheben, weil sie mir sehr wichtig erscheint und, richtig gedeutet, in der Tat zur Erklärung gewisser eigentümlicher Verhältnisse junger menschlicher Keime beizutragen vermag. Sie betrifft die Bildung des „ventralen Mesoblasts" Hubrechts, also desjenigen Teiles des Mesoderms, welchen ich für den hinteren Teil des Primitivstreifenmesoderms halte. Dieser Teil des Mesoderms entsteht nämlich auch beim Kaninchen schon vor dem Auftreten des vorderen Teils des Primitivstreifens, und zunächst aus einer Wucherung des Embryoblasts oder Blastophors, die zum „Endwulst" oder hinteren Knoten des Primitivstreifens wird. Ich habe, wie ich noch weiter unten

ausführen werde, guten Grund zu der Annahme, daß auch bei jungen menschlichen Keimen von dieser Stelle aus, wenn nicht das ganze, so doch weitaus der größte Teil des außerembryonalen Mesoderms den Ursprung nimmt: also das Mesoderm des Amnions, des Dottersackes, des Chorion und dessen Haftstiels mit der Allantois. Damit kann ich auch die Angaben Hubrechts recht gut in Einklang setzen, so z. B. die Angabe, daß bei Tarsius die Nabelblase und die Innenfläche des Trophoblasts schon von Mesoblast bekleidet sind, „ehe noch eine Spur von einem Primitivknoten oder eines Primitivstreifens in dem ektodermalen Embryonalschild aufgetreten ist" (S. 17). Auch was Hubrecht von der „Mesoblastblase" sagt, die den von der Nabelblase freigelassenen Raum der Keimblase einnehme, kann ich gut mit meinen Beobachtungen und Erfahrungen in Übereinstimmung bringen. Ebenso halte ich es für durchaus richtig, wenn Hubrecht diesen „Mesoblast" aus dem Hinterende des Ektodermschildes hervorsprossen läßt, nur daß ich dem Schilde nicht rein ektodermalen Charakter zuerkennen kann. So wäre es, wenn ich die Tatsachen allein sprechen ließe, ganz wohl möglich, Anknüpfungspunkte zwischen Hubrecht und mir zu finden; indessen muß jede Verständigung an der Art scheitern, wie Hubrecht Vorgänge, die meiner Überzeugung nach untrennbar zusammengehören, voneinander trennt, und umgekehrt Vorgänge, die gar nichts miteinander zu tun haben, miteinander verbindet. Sodann wird aber auch eine Verständigung durch die — man verzeihe das harte Wort — völlig kritiklose Art verhindert, in der Hubrecht gute und schlechte, brauchbare und unbrauchbare Präparate unterschiedslos als gleichwertige Beweisstücke seiner Ansichten vorführt.

Ich komme nun zu Keibel. Seit der obenerwähnten Erklärung (1905) hat sich Keibel über die Frage nach der Gastrulation der Säugetiere zweimal geäußert; zunächst in den zusammen mit Elze herausgegebenen Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Menschen (1908) und dann, und zwar ausführlicher, in dem ersten Bande des zusammen mit Franklin Mall herausgegebenen Handbuchs der Entwicklungsgeschichte des Menschen (1910). Ich folge den Ausführungen im Handbuch und werde mich dabei auf das Wichtigste beschränken. Keibel hält es für durchaus zulässig, die junge Blastocyste der Säugetiere als „Blastula" zu bezeichnen, deren

einem Pol „ein Zellklümpchen" anhaftet, in welchem „unter anderem die eigentliche Embryonalanlage enthalten" sei. Aus diesem Zellklümpchen sondere sich durch Delamination das „Darm- und Dottersackepithel" ab, also das „Entoderm". Damit sei der Keim ins Stadium der Gastrulation (soll wohl „Gastrula" heißen) getreten. Keibel hat wohl selbst die inneren Widersprüche nicht bedacht, zu denen diese Auffassung der Blastocyste führen muß. Man denke sich eine Blastula, deren Wand in den ersten Stadien der Entwicklung zum größten Teil aus Ektodermzellen besonderer Art, nämlich solchen, die mit der eigentlichen Embryonalanlage nichts zu tun haben, gebildet wird, während ihre Höhle in späteren Stadien nur von Entodermzellen ausgekleidet wird! Wo kommt bei den Metazoen eine Blastula vor, die mit dieser zu vergleichen wäre? Dann heißt es einmal: „Aus dem axialen Mesoblast, das (sic!) vor (soll wohl „von" heißen) dem vorderen Ende des Primitivstreifens entsteht, geht die Chorda hervor, aus dem mehr seitlichen Mesoblast die Ursegmente und der (vgl. oben) weiter peripher gelegene Mesoblast des Embryonalkörpers." Es wird also daran festzuhalten sein, daß Keibel in dieser Darstellung aus dem Kopffortsatz des Primitivstreifens einzig und allein die Chorda entstehen läßt. Ebenso heißt es, wie in früheren Arbeiten: „Die Chordaanlage wird vorübergehend ins Entoderm eingeschaltet, aber bald wieder von ihm unterwachsen." Die Frage, was diese Einschaltung für einen Sinn haben könne, hat sich Keibel also auch heute noch ebensowenig wie im Jahre 1889 vorgelegt. Dann folgt wieder die so viel beliebte Definition der Gastrulation. Dabei meint Keibel, die schreckliche Konfusion, die in der ganzen Frage nach der Gastrulation der Säugetiere herrsche, sei durch die bösen „Anatomen und reinen Wirbeltierzoologen" verschuldet worden, „die nicht berücksichtigt haben, daß der Vorgang der Gastrulation nicht ein den Wirbeltieren allein zukommender ist, sondern daß es sich bei der Gastrulation, wie das schon aus den für diese Frage grundlegenden Arbeiten von Ray Lankester und Haeckel hervorgeht, um einen Vorgang handelt, welcher der Mehrzahl der Metazoen (soll heißen ‚allen', vgl. Haeckel) zukommt" (S. 53). Dieser Vorwurf kann sich in erster Linie nur gegen van Beneden und mich kehren und damit richtet er sich eigentlich von selbst. Van Beneden war bekanntlich Zoologe und auch meine ersten Arbeiten bezogen sich lediglich auf wirbellose Tiere

(Schnecken und Muscheln), wie ich denn überhaupt zur Hälfte immer Zoologe geblieben bin. Und Keibel? Er hat sich nie auf dem Gebiete der Wirbellosen versucht. Eine bessere Selbstkritik hätte also Keibel gar nicht geben können. — Zuletzt kommen noch Betrachtungen über die Trochophora und die Möglichkeit der Ableitung der Wirbeltiere von actinienartigen Vorfahren; sie stehen auf der Höhe derjenigen Hubrechts.

Von den vor dem Jahre 1905 erschienenen Arbeiten Keibels kommen vier in Betracht: die erste handelt von der „Entwicklungsgeschichte der Chorda bei Säugern (Meerschweinchen und Kaninchen)“ (Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt. 1889); die zweite sind die „Studien zur Entwicklungsgeschichte des Schweines“ (Morph. Arbeiten, III. Bd., 1893), die dritte ist ein zusammenfassendes kritisches Referat über „Die Gastrulation und die Keimblattbildung der Wirbeltiere“ (Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, X, 1900) und die vierte ein kleiner Aufsatz über „Die Entwicklung des Rehes bis zur Anlage des Mesoblasts“ (Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt. 1902). Von diesen Arbeiten scheint Keibel selbst die zweite für die wichtigste zu halten, denn er beruft sich auf sie in dem erwähnten Handbuch und zitiert aus ihr lange Stellen; ich selbst halte die erste für die wichtigste für unsere Frage; die letzte, kleinste und unscheinbarste über die Entwicklung des Rehes aber halte ich für das Beste, was Keibel überhaupt publiziert hat. Das Referat aus dem Jahre 1900 kommt heute, nach der Erklärung im Anat. Anz., wohl kaum mehr im Detail in Betracht. Ich will also zunächst eine kritische Analyse der ersten Arbeit über die Entwicklung der Chorda geben.

Nach einer kurzen historischen Einleitung wird van Benedens und meine Theorie der Gastrulation der Säugetiere (bzw. der Amnioten überhaupt) einer Kritik unterzogen und zu widerlegen gesucht, was seiner Ansicht nach auch vollkommen gelingt. Dabei hebt er übrigens mit Recht hervor, daß zwischen van Benedens und meiner Theorie schon insofern ein Unterschied besteht, als ich den Primitivstreifen in ganz anderer Weise vom Blastoporus holoblastischer Eier abzuleiten suchte als van Beneden; dieser (1888; Anat. Anz.) sagte, er „teile die Meinung Balfours, nach welcher die zentrale Lage des Urmundes bei den Sauropsiden und den Säugetieren dadurch entstanden sei, daß das Zusammenwachsen der Ränder der Keimscheibe, woraus das Archenteron auch bei den Selachiern durch Einstülpung

sich bildet, immer frühzeitiger stattgefunden hat, so daß die archenterische Anlage bei den jetzigen Amnioten von Anfang an zentral entsteht.“ Mit Recht bemerkt Keibel dazu: „Nimmt van Beneden die Lehre Balfours an, so weiß ich nicht, wie er da um den Dotterblastoporus Balfours herumkommt; denn eben die von van Beneden adoptierte Anschauung führt Balfour zu der Annahme, daß der Blastoporus der Sauropsiden eigentlich aus drei Teilen besteht (vgl. sein Handbuch S. 260): 1. aus dem neurenterischen Kanal, 2. aus dem dahinter liegenden Primitivstreifen und 3. aus dem Dotterblastoporus an dem vom Embryo abgewendeten Pol des Dottersackes.“ Balfours Ansicht der Entstehung des Primitivstreifens und der Bedeutung des Keimscheibenrandes (Umwachsungsrandes, Dotterblastoporus) war wesentlich dieselbe, die Duval (1884) verteidigte und von der von mir vorgetragenen wesentlich verschieden.

Im übrigen zerfällt Keibels Arbeit in zwei Teile: „Zunächst handelt es sich um die Frage der Entstehung der Chorda resp. des Kopffortsatzes beim Kaninchen und Meerschweinchen, insbesondere darum, ob bei dessen Entstehung das Entoderm beteiligt sei. Im zweiten Abschnitt der Arbeit soll behandelt werden, aus welchen Quellen das Epithel und weiter die Höhle des definitiven Darmes abzuleiten ist, — ferner die Ausschaltung der Chorda aus dem Entoderm, die Beziehungen der Chorda zu Medullarrohr und Hypophyse“ (S. 15—16). Die erste Frage schließt schon eine Unlkarheit in sich, indem es heißt: „Entstehung der Chorda resp. des Kopffortsatzes.“ Chorda oder Chordaanlage und Kopffortsatz sind nicht identisch. Davon wird später noch ausführlich die Rede sein. Ich bemerke hier nur, daß die Chordaanlage höchstens den dritten Teil des Querschnittes des Kopffortsatzes einnimmt. Dieser besteht, wenn er gut ausgebildet ist, beim Kaninchen auf dem Querschnitt aus 28—29 Zellen; davon entfallen 8—9 Zellen auf die Chordaanlage (Chordaplatte, plaque notochordale van Beneden); die übrigen 20 Zellen haben mit der Chordaentwicklung nichts zu tun[1]). Dagegen ist die zweite der von Keibel aufgeworfenen Fragen in ihrem ersten Teil richtig formuliert; in ihrem zweiten ist sie dagegen insofern unklar, als für Keibel Chordaanlage und Kopffortsatz ganz

[1]) Ich nehme hier absichtlich nur auf meine Beobachtungen aus den Jahren 1888 und 1889 Rücksicht; die späteren, hier nur auszugsweise mitgeteilten, die übrigens vollkommen meine früheren Beobachtungen bestätigen, sollen erst am Schluß dieser Abhandlung Erwähnung finden.

oder nahezu ganz identisch sind. Der dritte Teil dagegen ist für die Frage nach der Bildung und dem Schicksal der Chorda ziemlich belanglos. — Die erste Frage wurde durch Untersuchungen am Kaninchen und vor allem am Meerschweinchen zu lösen gesucht (oder eigentlich, nach Keibels Meinung, faktisch gelöst). Leider sind der ganzen Beschreibung keine Zeichnungen beigegeben, so daß man sich über die tatsächlichen Unterlagen kaum ein Urteil bilden kann. Keibel teilt u. a. folgendes mit: Der Kopffortsatz ist anfangs frei, d. h. weder mit dem Ektoderm, noch mit dem Entoderm verschmolzen, woraus er schließt, was noch wiederholt betont wird, daß er rein mesodermaler Abkunft sei. Er wächst aus dem Mesoderm des Primitivstreifens nach vorn. Wie wir sehen werden, ist diese Auffassung des Kopffortsatzes ganz unhaltbar. Später verschmilzt seine Spitze (wurde am Meerschweinchen beobachtet) mit dem Entoderm und zugleich tritt im Kopffortsatz ein Kanal (Chordakanal Lieberkühns) auf, und dieser öffnet sich ventralwärts in die Höhle der Keimblase. Dadurch, so heißt es auf S. 19 (Separatabdruck), werde die Chorda in das Entoderm eingeschaltet. Dazu bemerkt Keibel: „oder, da wir noch nicht untersucht haben, daß die Chorda allein aus den Wandungen des Chordakanals hervorgeht, so wollen wir vorsichtiger sagen, daß eben diese Wandungen in das Entoderm eingeschaltet werden.“ Letzteres glaubt Keibel zeigen zu können oder gezeigt zu haben. Ich werde darauf später noch zurückkommen; wir werden sehen, zu was für ungeheuerlichen Annahmen diese Auffassung führt. Im übrigen erwähne ich aus der Keibelschen Darstellung, daß er u. a. sagt, van Beneden habe die „rein mesodermale Natur des Kopffortsatzes“ bei Vespertilio murinus betont; da van Beneden den Chordakanal Lieberkühns für die Urdarmhöhle hielt, beruht die Bemerkung Keibels offenbar auf einer Vermengung der Beobachtungen van Benedens mit einer eigenen Auffassung. Es ist ganz selbstverständlich, daß van Beneden den Kopffortsatz für eine entodermale Bildung halten mußte. — Ferner zitiert Keibel als Gewährsmann für die rein mesodermale Abkunft des Kopffortsatzes noch Fleischmann (Katze). Die Arbeit Heapes, die eine der besten ihrer Zeit war und noch heute lesenswert ist (Quart. Journ. of micr. Science, 1882), in der die Chorda vom Entoderm abgeleitet wird, unterzieht Keibel einer überaus scharfen und ungerechten Kritik (S. 22). — Der zweite Teil der Arbeit wird mit einer Darstellung der weiteren Entwicklung der Embryonalanlage des Kaninchens

eingeleitet; dann folgt eine Beschreibung der Entwicklung des Meerschweinchens. Über das Kaninchen heißt es u. a., daß „das Herz selbst seine Entstehung Faltungsvorgängen des visceralen Blattes des Perikardialmesoblastes“ verdanke; dies gilt, wie Keibel jetzt wohl selbst wissen wird, nur für das primitive Ektokard, das „äußere Herzhäutchen“ Köllikers, nicht aber für das primitive Entokard oder das „innere Herzhäutchen“. Der springende Punkt aber wäre gewesen, zu entscheiden, woher dieses Endothelsäckchen stammt. Diese Frage wird aber von Keibel gar nicht berührt.

Für unsere Frage wichtig sind seine Erörterungen über die verschiedenen Formen des Wachstums; Keibel unterscheidet: 1. Das Wachstum durch Intussuszeption; 2. das Wachstum durch Apposition und 3. das Pseudowachstum („Scheinwachstum durch Zellumlagerung mit oder ohne Zellvermehrung“). Dazu bemerke ich, daß man die beiden ersten Arten des Wachstums schon längst unterschieden hat (wohl jeder von uns hat sie sich schon als Student einprägen müssen), daß aber ein Scheinwachstum, wie schon der Name sagt, überhaupt kein Wachstum ist, also in eine Aufzählung der Formen des Wachstums gar nicht hineingehört. Findet übrigens bei diesem Scheinwachstum eine Vermehrung der Zellen statt, so handelt es sich um ein wirkliches Wachstum, das je nach der Art und dem Ort der Zellvermehrung ein appositionelles oder interstitielles sein kann. Übrigens ist immer zu bedenken, daß das Wachstum nicht einzig und allein durch Zellvermehrung bedingt sein muß, und daß die Vergrößerung der vorhandenen Zellen auch ein Wachstum des betreffenden Teiles nach sich zieht. Keibel hebt nun hervor, daß das Hauptwachstum der Chorda an ihrem Hinterende erfolgt, also am Vorderende des Primitivstreifens, und daß im übrigen die Chorda ein „geringes interstitielles Wachstum“ und wenigstens an bestimmten Stellen auch ein „Pseudowachstum“ zeige. Dabei glaubt er beweisen zu können, daß sich für gewisse Stadien nachweisen lasse, „daß ebenso viele Zellen aus dem Entoblast wieder ausgeschaltet werden, als in ihn eingeschaltet wurden“. Diese Angabe ist direkt unrichtig, wie eine einfache Zählung beweist; davon wird später die Rede sein, und ich bemerke nur, daß ich auf diesen Punkt ein großes Gewicht lege. Ich habe auch in der ganzen Keibelschen Arbeit eifrig nach den Beweisen für diese Behauptung gesucht, sie aber nicht finden können. Vor allem wäre es doch nötig gewesen, einen Querschnitt eines auf dem Höhesta-

dium seiner Entwicklung stehenden Kopffortsatzes abzubilden und zwar so abzubilden, daß man die Zellenzahl feststellen könnte, wie dies z. B. von mir in meiner Mesodermarbeit und von Kölliker in seiner Entwicklungsgeschichte des Kaninchens (1882) geschehen ist, und dann neben diesen Querschnitt einen Querschnitt durch die ins Entoderm eingeschaltete und endlich einen dritten durch die aus dem Entoderm wieder ausgeschaltete Chorda zu setzen. Man würde dann sehen, daß, wie schon oben erwähnt, die dorsale Platte des Kopffortsatzes (Chordaplatte, plaque notochordale) etwa 8—9 Zellen enthält, die dickere ventrale (Darmplatte, plaque entérique van Beneden) aber etwa 19—20! Wenn sich nun der Chordakanal eröffnet, gehen diese 19—20 Zellen ins Entoderm über und bilden die Anlage des Darmepithels, während die eigentliche Chordaanlage einen medianen 8—9 Zellen breiten Streifen, also nur einen Teil der sogenannten „Chordaplatte" bildet. Und so wie die ins Entoderm „eingeschaltete" ist auch die aus dem Entoderm wieder „ausgeschaltete" Chorda auf dem Querschnitt nur aus einer ganz geringen Zahl von Zellen zusammengesetzt, nicht zu vergleichen mit der Zahl der Zellen des Kopffortsatzes! Übrigens ist, nebenbei bemerkt, die Chordaplatte unmittelbar nach der Eröffnung des Chordakanals noch keineswegs ins Entoderm „eingeschaltet", sondern steht vielmehr an ihren Rändern zunächst noch mit dem Mesoderm in Verbindung, wie auch schon in meiner Theorie des Mesoderms abgebildet wurde. Erst auf dieses Stadium folgt die „Einschaltung" der Chorda. Die Ausschaltung erfolgt entweder in der Weise, daß sich an den Rändern der Platte Falten bilden, ähnlich wie bei der sogenannten Ausschaltung der Chorda des Amphioxus oder der Selachier, oder aber, indem die Chordaplatte einfach vom Entoderm „unterwachsen" wird, ein Prozeß, auf den schon Kölliker (1879) aufmerksam gemacht hat, und der in der Tat bei den Säugetieren hier und da vorzukommen scheint. — Nach wiederholter, sorgfältiger Lektüre der Keibelschen Arbeit und nach genauer Durchsicht meiner Präparate kann es für mich nicht einen Augenblick zweifelhaft sein, daß Keibel, obwohl er selbst sehr nachdrücklich vor diesem Fehler warnt, beständig „Einschaltung und „Ausschaltung" der Chorda verwechselt. Keine seiner Zeichnungen zeigt einen wirklichen (primären) Chordakanal, d. h. einen Chordakanal im Sinne Lieberkühns, ein Archenteron nach der Auffassung van

Benedens und mir. An einem Querschnitt durch einen solchen Chordakanal müßte man sofort sehen, daß seine dorsale Wand allein genau soviel Zellen besitzt wie die Chorda nach ihrer Ausschaltung aus dem Entoderm. Die Kanäle, die Keibel zeichnet, sind durchwegs sekundäre Chordakanäle, Kanäle, die bei der Ausschaltung der Chordaanlage entstehen. Alle Vorgänge, die Keibel beschreibt und durch Abbildungen erläutert, ereignen sich erst lange nach der Eröffnung des Urdarmes (Lieberkühnschen Kanals) oder primären Chordakanals und ebenso auch lange nach der Ablösung des Mesoderms von den Seitenrändern der Chordaanlage und von der Darmplatte. Von einem Kopffortsatz ist längst keine Rede mehr. Diese ganzen Untersuchungen sind daher für die Frage, ob der Kopffortsatz sich an der Bildung des Darmepithels beteiligt, durchaus belanglos, es ist ihnen auch nicht die allergeringste Beweiskraft zuzuerkennen, und die Behauptung, daß man „mit Sicherheit konstatieren" könne, daß der gesamte eingeschaltete Zellkomplex wieder ausgeschaltet werde, entbehrt jeder tatsächlichen Grundlage. Schon beim Studium dieser Arbeit habe ich die Überzeugung gewonnen, daß Keibel von dem, was Kölliker, der diesen Begriff und Namen geschaffen hat, und van Beneden und ich als Kopffortsatz bezeichnet haben, gar keine klare Vorstellung hatte[1]).

Sodann folgen in der Keibelschen Arbeit noch lange Erörterungen über die Beziehungen der Chorda zur Rachenhaut, zum Medullarrohr (Hirnrohr) und zur Hypophyse, auf die ich hier nicht einzugehen brauche. Aus der Zusammenfassung der Resultate hebe ich nur folgende zwei Sätze heraus: 1. „Die Verbindung des Kopffortsatzes des Meerschweinchens mit dem Entoderm ist eine sekundäre" (dies ist richtig und wurde schon von Kölliker, mir und van Beneden gezeigt); 2. „Das definitive Darmepithel der Säuger geht aus der unteren Keimschicht des zweiblätterigen Keimes hervor." Unter der unteren Keimschicht ist der Lecithophor van Benedens (das Paraderm v. Kupffers) gemeint; der Satz enthält eine Behauptung, für die Keibel nicht die Spur eines Beweises erbracht hat. — Das Resultat seiner Kritik der von van Beneden und mir aufgestellten Hypothese faßt Keibel in die Versicherung zusammen, „daß die bis jetzt aufgestellten Theorien der Gastrulation für das Säugetierei

[1]) Davon wird am Schluß auf Grund meiner neueren Untersuchungen noch die Rede sein.

nicht durchzuführen sind, und daß dies insbesondere auch von den neuesten Versuchen auf diesem Gebiete, von den Theorien von Rabl und van Beneden gilt". Zum Schlusse kommt noch die kurze Bemerkung, daß man „wahrscheinlich beim Säugetier zwei Phasen der Gastrulation zu unterscheiden"[1]) habe, „bei deren erster der eigentliche Darmentoblast, das Enteroderm (Götte), gebildet wird, in deren zweiter es zur Bildung von Chorda und Mesoderm kommt". Dadurch wird schon die Theorie eingeleitet, die Keibel zusammen mit Hubrecht durch viele Jahre mit großer Entschiedenheit vertreten hat: die Theorie der Gastrulation in zwei Phasen.

Diese Theorie hat er dann in den „Studien zur Entwicklungsgeschichte des Schweines" (1893) ausführlicher auseinandergesetzt. Aber nach einer wirklichen Begründung derselben sucht man auch hier vergebens. Nirgends wird der Beweis geliefert, daß der Lecithophor, wie immer behauptet wird, das ganze oder doch den größten Teil des Darmepithels liefere, und ebensowenig wird gezeigt, daß der Kopffortsatz mit der Bildung des embryonalen Darmes nichts zu tun habe, daß er vielmehr einzig und allein zur Bildung der Chorda und eventuell noch eines kleinen Teiles des Mesoderms verwendet werde. Ja, es wird sogar an ein paar Stellen die Möglichkeit offen gelassen, daß von den bei der zweiten Gastrulationsphase nach innen verlagerten Zellmassen Zuschüsse zur Bildung des Darmepithels geliefert werden; dies lasse sich „mit absoluter Sicherheit nicht ausschließen"; dieselben seien aber „jedenfalls unbedeutend und nur auf kleine Bezirke des Darmes beschränkt" (S. 122, vgl. auch S. 73). Auch erinnert Keibel daran, daß (nach Mehnert, und damit stimmen die Beobachtungen Mitsukuris und zahlreicher Anderer überein) bei den Schildkröten in der zweiten Phase der Gastrulation das ganze oder doch ein bedeutender Teil des Darmepithels nach innen verlagert werde. Wie ich finde, ist dies auch bei Hatteria der Fall; auch hier wird, wie sonst überall, das Dottersackepithel oder Paraderm durch einen Prozeß gesondert, der in gewisser Hinsicht an eine Delamination erinnert, das Darmepithel aber, wie auch sonst überall, eingestülpt. Wie aber Brachet erst unlängst wieder mit Recht betont hat, muß die Theorie Hubrechts und Keibels fallen, sobald sich zeigen läßt, daß der Kopffortsatz oder die ihm homologe Einstülpung der Sauropsiden das

[1]) Von mir gesperrt.

Darmepithel liefert oder wenigstens an der Bildung desselben beteiligt ist.

An tatsächlichem Material bringt Keibels Arbeit über das Schwein wenig. Keibel hat im ganzen sechs Keimscheiben untersucht, die alle schon einen gut entwickelten Primitivstreifen mit Kopffortsatz besaßen. Letzterer war beim jüngsten Embryo noch völlig frei, beim zweiten nur ganz vorn mit dem Lecithophor verschmolzen, beim dritten erstreckte sich die Verschmelzung über die ganze Länge; dasselbe gilt vom vierten; beim fünften und sechsten soll dagegen der Kopffortsatz wieder nur vorn mit dem Entoderm verschmolzen gewesen sein. Die Beschreibung ist voll innerer Widersprüche. Schon die Angabe, daß der Kopffortsatz beim fünften Embryo nur vorn mit dem Entoderm verschmolzen gewesen sei, bei den jüngeren Embryonen (dem dritten und vierten) dagegen in seiner ganzen Länge, ist äußerst unwahrscheinlich. Auch die Zellenzahl, die die Querschnitte durch den Kopffortsatz zeigen, will in den meisten Fällen nicht mit dem übereinstimmen, was man sonst in dieser Hinsicht zu sehen gewohnt ist. Auf den meisten Schnitten ist sie zu groß für einen Chordaquerschnitt, aber zu klein für einen Querschnitt durch einen gut ausgebildeten Kopffortsatz. Auch Angaben wie die folgende: „Der Rand des Kopffortsatzes ist häufig mit dem seitlichen Mesoblast verschmolzen und trägt wahrscheinlich zu seiner Bildung bei“ (S. 67) widersprechen allem, was man sonst über die Beziehungen des Mesoderms zum Kopffortsatz weiß. Keibel hält diese Beziehungen weder für konstant, noch für besonders wichtig. Gerade das aber ist ein Gegenstand von ganz prinzipieller Bedeutung.

Im großen und ganzen macht auch diese Arbeit Keibels den Eindruck, daß er Kopffortsatz und Chorda nicht streng hat auseinanderhalten können. Einmal erwähnt er, daß van Beneden aus dem Kopffortastz auch Mesoderm habe hervorgehen lassen: wie mir scheint, liegt hier ein Mißverständnis vor: van Beneden hat doch am Kopffortsatz die plaque notochordale und die plaque entérique unterschieden, weiter nichts[1]); das Mesoderm, das seitlich aus dem Kopffortsatz hervorwuchert, ist gastrales (nach meiner Bezeichnung).

Überblicken wir jetzt das Gesagte und legen wir uns die Frage vor: Welche Beweise haben Hubrecht und Keibel dafür beigebracht,

[1]) Vgl. übrigens damit die obenerwähnten, z. T. recht unklaren Bemerkungen van Benedens in seiner zweiten nachgelassenen Abhandlung.

daß 1. der Lecithophor van Benedens (ihr Entoderm oder Hypoblast) abgesehen vom Dottersackepithel das ganze Darmepithel liefere, und daß 2. der Kopffortsatz des Primitivstreifens mit der Bildung des Darmes gar nichts zu tun habe? Die Antwort darauf kann in wenige Worte gefaßt werden. Für Hubrecht war von allem Anfang an die Annahme, daß das ganze Darmepithel aus dem Lecithophor stamme, eine Art Axiom; es kam ihm daher gar nicht in den Sinn, die Frage nach der Berechtigung dieser Annahme überhaupt aufzuwerfen. Aber auch die zweite Annahme stand für ihn von Anfang an unverrückbar fest; sonst hätte er dem Kopffortsatz und dem Hensenschen Knoten wohl nicht den Namen Protochordalknoten gegeben; die Frage, ob dieser „Knoten" nicht vielleicht doch auch an der Bildung des Darmepithels beteiligt sein könnte, lag ihm vollkommen fern. Er hat die Beobachtungen, die der von van Beneden und mir aufgestellten Theorie zugrunde liegen, rundweg geleugnet, ja sie sogar als „verwerflich" bezeichnet, hat sich aber nicht die Mühe genommen, sie ernstlich zu prüfen. Eine Widerlegung hat er für ganz überflüssig gehalten. — Etwas weniger leicht hat es sich Keibel gemacht; aber auch er war nicht imstande, einen zureichenden Grund für die Annahme ausfindig zu machen, daß der Lecithophor das ganze Darmepithel liefere, und daß die Bildung des Kopffortsatzes gar nichts mit der Gastrulation zu tun habe. Indessen hat er sich diese Fragen wenigstens vorgelegt und zu beantworten gesucht. Die Frage, ob der Kopffortsatz nicht vielleicht doch zur Bildung des Darmepithels beisteuere, mußte er offen lassen; er war nicht imstande, eine solche Beteiligung mit absoluter Sicherheit auszuschließen; wahrscheinlich erschien sie ihm aber nicht. Was bei Keibel besonders auffällt, ist die Unsicherheit in der Begriffsbestimmung dessen, was Kölliker und nach ihm van Beneden und ich als Kopffortsatz beschrieben haben; er verwechselt fortwährend Kopffortsatz und Chordaanlage und unterscheidet nie zwischen dem, was ich als dorsale und ventrale Hälfte des Kopffortsatzes bezeichnet oder van Beneden plaque notochordale und plaque entérique des Urdarms (ébauche archentérique) genannt hatten. Die Frage, was es denn eigentlich für einen Sinn habe, daß der Kopffortsatz, der doch ganz oder der Hauptsache nach Chordaanlage sein soll, daß also die Chordaanlage zuerst vom „Entoderm" vollkommen getrennt angelegt werde, daß sie dann mit ihm verschmelze („eingeschaltet" werde), sich aber

zuletzt doch wieder von ihm trenne („ausgeschaltet" werde), diese Frage hat sich weder Hubrecht noch Keibel vorgelegt. Wozu aber dieser Umweg? Warum bleibt die Chordaanlage nicht von allem Anfang an vom Entoderm getrennt? Gerade die Tatsache, daß der Kopffortsatz mit dem „Entoderm" verschmilzt und daß sich, wenn ein solches vorhanden ist, sein Lumen mit der Höhle der Blastocyste vereinigt, beweist mit absoluter Sicherheit, daß er in irgend einer Beziehung zur Bildung des Darmes steht. —

Der ursprünglichen Theorie Hubrechts und Keibels, nach der die Gastrulation der Wirbeltiere in zwei Phasen verlaufen soll, haben sich, soviel mir bekannt ist, nur O. Hertwig in seinem Lehr- und Handbuch, sowie in den Elementen der Entwicklungsgeschichte, Brachet in seinen Arbeiten über die Entwicklung der Amphibien (Axolotl und Frosch 1902) und Ganoiden (Amia 1912), sowie in einer allgemeinen Erörterung der Frage im Anat. Anz. (1905), und Großer in seinem schönen Werke „Über die Eihäute und die Placenta" (1909) angeschlossen. Von Hubrecht und Anderen wird manchmal auch Wenckebach als Anhänger der Theorie genannt. Indessen kann ich ihn als solchen nicht gelten lassen. Seine Ausführungen in der einzigen hier in Betracht kommenden schönen kleinen Arbeit über den Gastrulationsprozeß von Lacerta agilis (Anat. Anz. VI, 1891) stehen ebensogut oder eigentlich viel bessser mit van Benedens und meiner, als mit Hubrechts und Keibels Theorie in Einklang. Ich habe sie immer geradezu als eine willkommene Bestätigung dessen angesehen, was ich in meiner ersten Abhandlung zur Theorie des Mesoderms (1889) gesagt hatte; ja, sein Schema einer Amniotengastrula könnte ohne weiteres an die Stelle des von mir zwei Jahre früher gegebenen treten. Wenn Wenckebach sagt, daß das „Resultat der Eifurchung bei Lacerta eine deutliche zweiblätterige Keimscheibe" sei, daß also die primäre untere Keinschicht nicht durch Einstülpung entstehe, so ist das genau das gleiche, was schon v. Kupffer und ich gesagt hatten. Die beiden Blätter oder Schichten der Keimscheibe einer Lacerta entsprechen vollkommen dem Blastophor und Lecithophor van Benedens oder meinem Embryoblast (vgl. weiter unten) und Dotterblatt. Das „cenogenetische Entoderm" Wenckebachs ist also identisch mit dem Paraderm v. Kupffers, dem Lecithophor van Benedens oder dem „Dotterblatt oder Dotterentoderm". Schon v. Kupffer, van Beneden und ich haben diese Schicht im Zusammenhang mit

der mächtigen Entwicklung des Nahrungsdotters durch frühzeitige Sonderung (precocious segregation Ray Lankester) aus einem ursprünglich einheitlichen Entoderm entstehen lassen; wir alle haben also in ihr eine cenogenetische Bildung erblickt. Wenckebach spricht auch nirgends von zwei Phasen der Gastrulation; als Gastrulation läßt er vielmehr einzig und allein die Einstülpung der äußeren Keimschicht gelten. Auch diese Auffassung stimmt vollkommen mit derjenigen van Benedens und meiner eigenen überein. Auch was Wenckebach vom Schicksal des eingestülpten Urdarms, vor allem von seiner Beteiligung an der Bildung der Darmwand sagt, läßt sich vollkommen mit unseren Anschauungen vereinigen. Kurz, ich kann Wenckebach nicht als Anhänger Hubrechts und Keibels gelten lassen; ich könnte dies auch dann nicht, wenn er sich selbst auf die Seite seines ehemaligen Lehrers stellen sollte.

Sehr entschieden hat sich O. Hertwig für Hubrechts und Keibels Theorie ausgesprochen und Keibel hat in gewisser Hinsicht Recht, wenn er mit Stolz sagt, seine und Hubrechts Anschauungen seien, nachdem sie in die „Elemente“, das „Lehrbuch“ und das „Handbuch der Entwicklungsgeschichte“ Hertwigs übergegangen seien, als die „herrschenden“ zu bezeichnen. Selbstverständlich liegt darin kein Beweis, daß sie die richtigen sind; auch Theorien sind der Mode unterworfen, und die Verfasser von Lehrbüchern sind keineswegs die berufenen Richter in streitigen Fällen. Was O. Hertwig veranlaßt hat, sich dieser Theorie anzuschließen, war mir immer rätselhaft. Seine eigenen Beobachtungen und Erfahrungen berechtigten ihn hierzu nicht. Speziell über die Entwicklung der Säugetiere standen ihm, soweit ich dies beurteilen kann und seine eigenen Mitteilungen reichen, überhaupt keine Untersuchungen zu Gebote, und dies müßte doch eigentlich der Fall sein, wenn er van Benedens und meine Ansichten kritisiert und so rundweg ablehnt. Was er von Sauropsiden, vor allem von der Entwicklung der Natter gesehen hat, reicht nicht aus, um die Frage zu entscheiden, ja, um sie überhaupt einer Lösung näherzubringen. Er hat weder gezeigt, noch auch ernstlich zu zeigen versucht, daß das Paraderm das ganze Darmepithel liefere, noch auch, daß das „Mesodermsäckchen“, wie er den Urdarm nennt, an der Bildung desselben unbeteiligt sei. Für ihn genügte es, daß aus der rechten und linken Seite des Säckchens oder des damit vergleichbaren Kopffortsatzes das Mesoderm hervorwächst (mein gastrales Mesoderm), und daß die Mitte, also der

eigentliche Kopffortsatz, zur Bildung der Chorda in Beziehung steht. Wie Keibel glaubt auch er, daß aus der Mitte einzig und allein die Chorda werde. Daß die ventrale Hälfte des Kopffortsatzes (die Darmplatte oder plaque entérique van Benedens), die bei den Säugetieren sehr viel dicker und zellenreicher ist als die dorsale (Chordaplatte oder plaque notochordale van Benedens), mit der Bildung der Chorda gar nichts zu tun hat, hat er augenscheinlich gar nicht in Erwägung gezogen. Er hat gar nicht den Versuch gemacht, die von van Beneden und mir vertretene, auf der Beobachtung der tatsächlichen Verhältnisse fußende und davon abgeleitete Auffassung zu widerlegen. Er hat sie einfach geleugnet.

Was die Entwicklung des Urdarms, der Chorda und des Mesoderms der Natter betrifft, so kenne ich sie nicht aus eigener Erfahrung, aber ich habe andere, phylogenetisch ältere und ungleich wichtigere Formen, vor allem Hatteria und die Sumpfschildkröte (Emys lutaria), daraufhin untersucht und muß der Auffassung Hertwigs aufs entschiedenste widersprechen. O. Hertwig hätte vor allem die Angaben Wenckebachs, Wills, Mitsukuris, Mehnerts und anderer, die alle die Bedeutung der Wand des Urdarmsäckchens der Reptilien (Lacertilier und Schildkröten) für die Entwicklung des Darmes über allen Zweifel festgestellt haben, widerlegen müssen, bevor er eine Entscheidung in dieser Frage getroffen hätte. Gerade der Verfasser eines so weit verbreiteten Lehrbuchs sollte in dieser Hinsicht die strengste Selbstkritik walten lassen.

Das Gesagte gilt ebenso von Grosser. Wie erwähnt, hat er sich gleichfalls der Theorie Hubrechts und Keibels angeschlossen. Wenn man aber nach Beweisen sucht, sucht man ebenso vergebens wie bei Hertwig. Von Säugetieren, die für die Beurteilung dieser Verhältnisse von besonderer Wichtigkeit sind, hat er ein paar Ratten- und Fledermauskeimscheiben untersucht, von beiden aber keine geschlossene Reihe. Die hier in Betracht kommenden Fragen hat auch er sich nicht klar gemacht. Hätte er an dem, meiner „Theorie des Mesoderms" entnommenen Querschnittsbilde durch eine Kaninchenkeimscheibe (seine Fig. 36, S. 43) die Zahl der Zellen des Kopffortsatzes gezählt, so würde er konstatiert haben, daß es ungefähr 29 sind, genau soviel, wie Kölliker auf dem Querschnitt durch den Kopffortsatz gleich weit entwickelter Kaninchenembryonen gefunden hat. Von diesen 29 Zellen gehört, wie schon oben erwähnt wurde, ledig-

lich die dorsale Reihe der Chordaanlage an, die ganze, große ventrale Masse von 19—20 Zellen ist Darmplatte (plaque entérique). Wenn er dann weiter an seinem der Fig. 41 (S. 47) zugrunde liegenden Präparate, einem Querschnitt durch einen älteren Embryo mit bereits „ausgeschalteter" Chorda, die Zellen der Chorda gezählt hätte, würde er gefunden haben, daß dieselbe etwa 7—9 beträgt. Ja, sogar weiter hinten, im Bereiche des unsegmentierten Mesoderms, wo die Chorda dicker ist, würde er bei weitem nicht soviel Zellen gezählt haben als in der hinteren Hälfte oder dem hinteren Drittel des Kopffortsatzes. Etwa 29 Zellen hat also bei guter Ausbildung der Kopffortsatz auf dem Querschnitt, höchstens 9 die Chorda; was ist aus den anderen Zellen geworden? Die Antwort darauf kann nur lauten, daß nur ein verhältnismäßig kleiner Teil des Kopffortsatzes zur Bildung der Chorda verwendet wird; der größere Teil wird Darmepithel, und zwar geschieht dies, wie schon Wenckebach für die Eidechse und van Beneden für das Kaninchen gezeigt haben, nach dem Durchbruch des Urdarmes durch Aufnahme der Zellen der plaque lécitho-entérique in die Darmwand. Übrigens hätte Grosser dasselbe auch an seinen Querschnittserien durch Hühnerkeimscheiben sehen können. Er würde sich überzeugt haben, daß auch hier, wo doch die Chorda sehr viel mächtiger und zellenreicher ist als bei den Säugetieren, ein Umstand, der die Deutung der Vorgänge sehr erschwert, dieselbe in späteren Stadien an ihrem Hinterende, wo sie auch hier dicker ist als vorn, nie soviel Zellen auf dem Querschnitt aufweist als die hintere Hälfte eines gut ausgebildeten Kopffortsatzes. Ich werde auf alle diese Tatsachen weiter unten noch zurückkommen; ich mußte sie hier erwähnen, um zu zeigen, daß weder Hertwig noch Grosser einen stichhaltigen Grund gegen van Beneden und mich auszuführen vermochten. Auch Grosser nennt sein Buch ein „Lehrbuch"; um so vorsichtiger hätte er in seinem Urteil sein müssen.

Und nun komme ich zu Brachet. Die Arbeiten Brachets beziehen sich auf Siredon, Rana und Amia, also bloß auf Anamnier, und da ich zunächst nur die Keimblätterbildung der Amnioten im Auge habe, so könnte ich auf eine Besprechung derselben verzichten. Ich will indessen in Anbetracht der Wichtigkeit und Bedeutung dieser Arbeiten eine Ausnahme machen, werde mich aber auf einige wenige Bemerkungen beschränken. Wie mir scheint, liegt der Auffassung Brachets lediglich eine falsche Begriffsbestimmung zugrunde. Er

bezeichnet nämlich eine Keimform, die bisher alle Embryologen als Blastula bezeichnet haben, als Gastrula; ja, er nennt sie „Gastrula vraie", zum Unterschied von derjenigen Keimform, die man bisher allgemein als Gastrula bezeichnete, und die er „Gastrula déjà modifiée" nennt. Die Gastrula vraie besitze noch keinen „wirklichen" oder, gerade herausgesagt, überhaupt keinen Urmund; die Stelle, an der dieser später erscheint, wird als virtueller Blastoporus bezeichnet. Im Bereiche des von Al. Götte als „Randzone" bezeichneten Bezirkes der Blastula vollziehe sich zu einer gegebenen Zeit eine Art Spaltung der die Wand zusammensetzenden Zellen, eine Sonderung, die Brachet als „clivage gastruléen" bezeichnet. Durch diesen „clivage gastruléen" werde das Zellmaterial der Blastula in den Ektoblast und Entoblast geschieden, und diese Scheidung sei eben für die Gastrulation entscheidend. Das Auftreten eines Urmundes sei dagegen unwesentlich. Dieser „clivage gastruléen" charakterisiere also die erste Phase der Gastrulation; unmittelbar daran schließe sich die zweite, „le second temps de la gastrulation". Der bisher nur „virtuelle" Blastoporus werde jetzt „reell". Damit gehe gleichzeitig die Aushöhlung des Urdarmes vor sich, die sich zunächst ohne Spur irgend einer Invagination vollziehe. Eine solche trete erst später auf und charakterisiere die zweite Phase der Gastrulation. Infolge dieser Invagination werde der Urdarm geräumiger und trete schließlich an Stelle der Furchungshöhle. In ähnlicher Weise, wie sich Ektoderm und Entoderm durch einen Spaltungsprozeß (clivage gastruléen) voneinander sondern, sondern sich auch Mesoderm und Entoderm; den betreffenden Prozeß bezeichnet Brachet als clivage mésoblastique. So stellt sich Brachet durch die Art, wie er das Mesoderm entstehen läßt, in schroffen Gegensatz zu O. Hertwig, der indessen in dem Kapitel über die Keimblätter in seinem Handbuch mit Entschiedenheit auf seinem Standpunkte beharrt. Ich bin überzeugt, daß sich die tatsächlichen Befunde Brachets, so unwahrscheinlich dies vielleicht auf den ersten Blick erscheinen mag, durchaus ungezwungen mit der von mir hier vertretenen und auf den folgenden Seiten auseinandergesetzten Auffassung vereinigen lassen.

Auf die zahlreichen sonstigen Arbeiten über die Bildung der Keimblätter der Wirbeltiere und speziell der Säugetiere, die in den letzten zwei bis drei Dezennien erschienen sind, will ich hier nicht näher eingehen; die wichtigsten werden noch im Laufe der folgenden

Darstellung erwähnt werden. Ich will nur noch ein paar Worte über Assheton sagen, dessen zahlreiche Arbeiten über die Entwicklung des Kaninchens, Schafes und Schweines neben einer Anzahl guter und brauchbarer Beobachtungen eine Unmasse äußerst phantasievoller, kühner Hypothesen enthalten. Assheton deutet den Trophoblast Hubrechts als Hypoblast; dieser umgebe zu einer gewissen Zeit der Entwicklung vollkommen den Epiblast (Schaf 1891); den Ansichten Hubrechts nähert er sich insofern, als er dessen Einteilung in Cephalogenesis und Notogenesis im Prinzip annimmt; nur nennt er die erstere Protogenesis und die letztere Deuterogenesis; im einzelnen verbindet er allerdings mit seinen Ausdrücken etwas andere Begriffe als Hubrecht mit den seinigen (1910). Als Protogenesis und Deuterogenesis bezeichnet er das, was er schon früher (Kaninchen 1895) als primäres und sekundäres Wachstumszentrum bezeichnet hatte. Protogenesis sei im wesentlichen Produktion von radiärer Symmetrie, durch Wachstum von einem Zentrum aus; Protogenesis schließe eine Gastrulation in sich. Deuterogenesis dagegen sei Wachstum in die Länge, wodurch bilaterale Symmetrie erzeugt werde; dieses Wachstum habe mit Gastrulation nichts zu tun. Als Gastrula dürfe man nur die protogenetische Area des Keimes bezeichnen, die sich durch radiär symmetrisches Wachstum auszeichne. Dazu komme später eine deuterogenetische Area mit bilateral-symmetrischem Wachstum. Diese Area könne weder als Epiblast, noch als Hypoblast, noch auch als Mesoblast bezeichnet werden, sondern das Material, das durch aktive Proliferation dieser Area produziert werde, werde Epiblast, Hypoblast oder Mesoblast je nach der Natur der Schicht, mit der es in direkten Zusammenhang (continuity) trete (S. 248). Daraus geht hervor, daß Assheton der Ansicht ist, daß die prospektive Bedeutung der einzelnen Zellen eine Funktion ihrer Lage sei, eine Ansicht, die u. a. Conklin mit vollem Recht stets aufs schärfste bekämpfte, und die mit den experimentellen Untersuchungen über die Bedeutung der Furchungszellen ganz unvereinbar ist. Trotz der unleugbar weitgehenden Übereinstimmung zwischen Assheton und Hubrecht kann aber Assheton doch nicht als Anhänger Hubrechts bezeichnet werden; dagegen spricht schon die Tatsache, daß er diesen oft äußerst scharf und entschieden bekämpft. Andererseits aber ergeben sich auch manche Vergleichspunkte zwischen Assheton und van Beneden. Ich habe dabei in erster Linie die von van Beneden in seiner nachgelassenen

Monographie über den Primitivstreifen vorgetragenen Ansichten im Auge: die Regio circularis (van Beneden) einer Kaninchenarea würde nach Assheton als Produkt der Protogenesis, die Regio triangularis als solches der Deuterogenesis zu betrachten sein. Bei Assheton bedauert man immer wieder, daß die guten Ideen, die seine Schriften enthalten, so sehr von Spekulation überwuchert sind[1]).

So sehen wir, daß die Theorie Hubrechts und Keibels einer strengen Kritik nicht standhält; sie bricht wie ein Kartenhaus in sich zusammen. Der Grund davon liegt darin, daß sie den Anforderungen, die man an eine jede Theorie stellen muß, geradezu Hohn spricht. Sie baut Behauptung auf Behauptung auf und gibt gerade auf die wichtigsten Fragen, die bei einer solchen Theorie in Betracht kommen, keine Antwort. Die erste dieser Fragen geht dahin, ob und inwieweit der Lecithophor van Benedens, Hubrechts und Keibels Entoderm oder Hypoblast — an der Bildung der entodermalen Auskleidung des Darmes beteiligt ist oder ob er bloß das Epithel des Dottersackes liefert. Die zweite Frage lautet: Was wird aus den Zellen des Kopffortsatzes? Woher kommt es, daß dieser im Höhestadium seiner Ausbildung auf dem Querschnitte mehr als dreimal soviel Zellen enthält als der Querschnitt der Chorda im Beginn ihrer Entwicklung? Was wird aus den überzähligen Zellen? Die dritte Frage lautet: Warum ist der Kopffortsatz, wenn er bloß Chordaanlage darstellt, ursprünglich vom Lecithophor getrennt, und warum verschmilzt er später mit ihm? Wie erklärt sich die Differenz zwischen der Zahl der Zellen des Kopffortsatzes und der Zahl der Zellen der Chorda? Was wird aus der großen Zahl von Zellen, die nach Abrechnung der Chorda noch zurückbleiben? Wenn wirklich, wie Hubrecht und Keibel wollen, der Kopffortsatz bloß der Chordaanlage gleichzusetzen wäre, was, wie gesagt, schon durch seine Zellenzahl widerlegt wird, so hätte seine Verschmelzung mit dem Entoderm oder Lecithophor gar keinen Sinn; denn: anfangs an richtiger Stelle zwischen Ektoderm und Entoderm zu liegen, um später ins

---

[1]) Wie Sobotta (s. oben) und ich sieht sich auch Assheton veranlaßt, darüber zu klagen, daß Hubrecht die Einwände der Gegner seiner Theorie so wenig beachtet und ihre Beobachtungen auf Grund seiner Theorie bekämpft, nicht auf Grund einwandfreier Beobachtungen (Prof. Hubrechts Paper on the Early Ontog. Phenomena in Mammals. Quart. Journ. of micr. Science, Bd. 54, 1910).

Entoderm „eingeschaltet" zu werden, sich aber alsbald wieder von ihm zu trennen, um wieder an die ursprüngliche, richtige Stelle zu kommen, ist nach menschlichem Ermessen widersinnig. Augenscheinlich hat sich namentlich Hubrecht, aber auch bis zu einem gewissen Grade Keibel, alle diese doch unstreitig sehr wichtigen, ja geradezu entscheidenden Fragen gar nicht vorgelegt. — Aber noch mehr! Beide haben sich eine Definition der Gastrulation zurechtgelegt, die absolut unzutreffend ist und mit den Tatsachen in offenem Widerspruche steht. Wie schon erwähnt, definiert Hubrecht die Gastrulation als einen „Vorgang, bei dem ein Darmentoderm sich einem Hautektoderm gegenüber differenziert und somit aus der einschichtigen Keimanlage eine zweischichtige hervorgeht" (s. oben). Und ganz ähnlich sagt Keibel: „Die Gastrulation ist ein Vorgang, durch welchen sich die Zellen des Metazoenkeimes in Ektoderm und Entoderm sondern." Daß der hier gebrauchte Ausdruck „sondern" nicht im Sinne von isolieren, trennen, sondern im Sinne von differenzieren gemeint ist, kann nach dem Zusammenhang, in dem er gebraucht ist, nicht zweifelhaft sein; denn sonst müßte der Satz lauten: Die Gastrulation ist ein Vorgang, durch welchen sich die bereits zu Ektoderm und Entoderm differenzierten Zellen des Keimes voneinander sondern. Damit hätte aber der Satz einen ganz anderen Sinn. Übrigens beweist auch die Versicherung Keibels, daß er in allen wesentlichen Punkten — und dahin gehört doch auch die Begriffsbestimmung der Gastrulation — mit Hubrecht übereinstimme, daß er unter Sonderung Differenzierung verstanden habe. Das aber ist gerade der springende Punkt. Ich behaupte und werde die Beweise sofort beibringen, daß die Gastrulation in erster Linie kein Differenzierungs- sondern ein Wachstumsvorgang ist, ein Vorgang, durch welchen gewisse bereits früher differenzierte Organanlagen in ihre definitive Lage gebracht werden. Ich stelle mich damit auf den Standpunkt, den ich schon vor 38 Jahren auf Grund meiner Untersuchungen an der Malermuschel (Unio 1876) und vor allem an der Tellerschnecke (Planorbis 1879) eingenommen habe. Ich hatte gefunden, daß bei den genannten Formen die Anlagen der Keimblätter, die man als Organanlagen im weiteren Sinne des Wortes bezeichnen kann[1]), schon in der Blastula zur Differenzierung gelangt sind. Sie entstehen nicht erst im Anschluß oder infolge der Gastru-

[1]) Bekanntlich sind die Keimblätter von Haeckel als Primitivorgane bezeichnet worden.

lation, sondern sind schon vorhanden, noch bevor die erste Spur einer Gastrulation bemerkbar ist. Die Differenzierung der Keimblätteranlagen hat mit der Gastrulation gar nichts zu tun, sie geht derselben voraus, in manchen Fällen sogar sehr weit voraus, und ist vollendet, bevor diese beginnt. Der Vergleich meiner Beobachtungen mit denen anderer Autoren hatte mich damals (1879) ermutigt, die aus meinen Beobachtungen gewonnenen Anschauungen zu verallgemeinern und den Satz aufzustellen und durch gesperrten Druck besonders hervorzuheben, daß „die Keimblätter schon in der Blastosphaera angelegt sind und die darauf folgenden Vorgänge bloß dazu dienen, die bereits gebildeten Keimblätter an ihre Bestimmungsorte gelangen zu lassen" (S. 600—601). Die Folgezeit brachte eine Bestätigung dieses Satzes nach der anderen. Zuerst kam Grobben mit einer ausgezeichneten, in ihren Feinheiten auch heute noch nicht gebührend gewürdigten Arbeit über die Entwicklung von Moina rectirostris, einem Süßwasser-Copepoden (1879)[1]). Wie bei den meisten Crustaceen ist auch bei Moina die Furchung superfizial. Schon frühzeitig macht sich an der vegetativen Seite eine große Zelle bemerkbar, die im weiteren Verlauf das gesamte Entoderm liefert. Hinter ihr liegt eine durch ihre grobkörnige Beschaffenheit in die Augen fallende Zelle, die später den Geschlechtsorganen den Ursprung gibt und daher von Grobben als Genitalzelle bezeichnet wurde. Das Mesoderm tritt auf, sobald sich diese Genitalzelle zweimal geteilt und die primitive Entodermzelle durch fortgesetzte Teilung ein Feld von 32 Zellen geliefert hat. Zu dieser Zeit machen sich zwölf Zellen bemerkbar, die im Bogen die vier Genitalzellen umgeben und zum Mesoderm werden. Wohl gemerkt befindet sich der Keim zu dieser Zeit noch im Stadium der Blastula; erst jetzt rücken die Mesodermzellen in die Tiefe,

[1]) Genauere Angaben über den Ort und die Zeit des Erscheinens der betreffenden Arbeiten findet man, soweit die älteren in Betracht kommen, in meiner ersten Abhandlung über die Theorie des Mesoderms aus dem Jahre 1889 (Morph. Jahrb.); in Beziehung auf die späteren vgl. man das Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere von Korschelt und Heider. Allgem. Teil, 3. Lfg., 1909. Andere, die auch hier nicht zu finden sind, sind im Text zitiert. Ich bin Heider sehr dankbar, daß er mich auf die wertvolle Zusammenstellung in seinem Lehrbuch aufmerksam gemacht hat; seine Auffassung der Beobachtungen weicht allerdings von meiner gewöhnlich sehr beträchtlich, manchmal sogar prinzipiell ab.

und darauf folgt die Einstülpung des Entodermzellenfeldes und damit die Gastrulation. Es sind also schon in der Blastula sämtliche Keimblätteranlagen differenziert und von einander gesondert. Außerdem ist zu beachten, daß die Einstülpung des Entodermzellenfeldes hier ganz ähnlich, wie ich dies für Planorbis gezeigt hatte, unabhängig von der Differenzierung und dem Tieferrücken des Mesoderms einhergeht. — Bei einer anderen, von Grobben nicht näher bestimmten Copepodenart fanden sich in der Blastula zwei Mesodermzellen und bei Cetochilus septentrionalis vier. Auch bei der letztgenannten Form sind, wie Grobben in einer Arbeit aus dem Jahre 1881 nachgewiesen hat, das Entodermzellenfeld und die ersten vier Mesodermzellen, die durch Teilung aus zwei „Urzellen des Mesoderms" entstanden sind, schon in der Blastula differenziert.

Ebenso teilte später Reichenbach in seiner ausgezeichneten Untersuchung über „Die Embryonalanlage und erste Entwicklung des Flußkrebses", sowie in den „Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flußkrebses" aus dem Jahre 1886 mit, daß sich auch hier schon in der Blastula (Periblastula) eine „Entodermscheibe" differenziere, an deren Vorderrand sich eine Zone von Zellen befinde, aus der das Mesoderm den Ursprung nehme. Erst später, bei der Gastrulation, senke sich die Entodermscheibe in die Tiefe und zugleich mache auch die Bildung des Mesoderms weitere Fortschritte. — Von besonderer Wichtigkeit waren dann die Arbeiten Hatscheks, die zu jener Zeit in großer Zahl aufeinander folgten. Im Jahre 1880, also schon ein Jahr nach meiner Arbeit über Planorbisentwicklung, erschien seine Arbeit über die „Entwicklungsgeschichte von Teredo", in der er zeigte, daß die bilaterale Symmetrie des Keimes schon in den frühesten Stadien nachweisbar ist, und daß, wie bei Unio, schon in der Blastula die Mesomeren und Entomeren von den Ektomeren gesondert sind. Wie bei Unio entwickelt sich das Mesoderm aus zwei symmetrisch gelegenen Zellen, deren Verwandtschaft mit den Zellen des inneren Blattes eine viel innigere als mit jenen des äußeren ist. — Im Jahre 1883 erschien dann seine wichtige Arbeit über die Entwicklung von Sipunculus nudus, in der er zeigte, daß die bilaterale Symmetrie schon am Ende der Furchung deutlich ausgesprochen und die Elemente der Keimblätter schon zu dieser Zeit voneinander gesondert sind. Von den sieben Zellen des Entodermzellenfeldes ist eine, die

hinterste, durch besondere Größe ausgezeichnet; die Medianebene schneidet sie gerade in der Mitte. Während der Abflachung und Einstülpung des Entodermzellenfeldes, also erst während der Gastrulation, teilt sich diese Zelle in zwei gleiche, symmetrisch rechts und links von der Medianebene gelegene Hälften, welche die beiden Urzellen des Mesoderms vorstellen. Ihre Stammzelle ist also geradeso wie die Zellen des Entoderms schon in der Blastula differenziert. — Zwei Jahre später (1885) erschienen dann die wichtigen Untersuchungen über die „Entwicklung der Trochophora von Eupomatus uncinatus (Serpula uncinata)"; hier sind schon im Stadium von 16 Zellen Ektoderm und primäres Entoderm (d. h. Entoderm + Mesoderm) gesondert. Später, nachdem sich die Zellen durch Teilung weiter vermehrt haben, sondern sich vom primären Entoderm zwei durch ihre Größe und Form kenntliche Zellen, welche die „Urzellen des Mesoderms" bilden. Diese sind also schon im Stadium der Blastula vorhanden und haben wieder die typische Lage am Hinterrand des Entodermzellenfeldes. Sie rücken selbständig in die Tiefe und liefern die beiden Mesodermstreifen, an deren Hinterrand sie als „Polzellen" (Teloblasten) noch lange erkennbar bleiben. — Ein Jahr vorher (1884) war die wichtige Mitteilung van Benedens und Julins über „Die Furchung der Ascidien in ihrer Beziehung zur Organisation der Larve" erschienen, und drei Jahre später erschien die große Monographie van Benedens „Über die Morphologie der Tunicaten". Diese beiden Arbeiten wurden bereits früher eingehend besprochen und ihre Bedeutung gewürdigt. Hier soll nur nochmals betont werden, daß van Benedens Arbeit die erste war, in der eine streng bilateral-symmetrische Furchung von Anfang an Zelle für Zelle bis zur Sonderung der Keimblätteranlagen und der Chorda verfolgt wurde. In ihr wurde gezeigt, daß bei streng eudipleurer Furchung die erste Furchungsebene der Medianebene des künftigen Tieres entspricht[1]). Ich dagegen hatte fünf Jahre früher gezeigt, daß bei einer Furchung, wie sie die Gastropoden (Planorbis) zeigen, einer Furchung, welche jetzt als Spiralfurchung bezeichnet wird, die erste Furchungsebene schief zur künftigen Medianebene steht, und daß dementsprechend die beiden ersten Furchungszellen, die bei der bilateral-symmetrischen Furchung der Ascidien einander gleichwertig sind, verschiedene Wertigkeit besitzen, indem nur

[1]) Wenigstens gilt dies für die Ascidien; über andere Arten eudipleurer oder bilateraler Furchung vgl. u.

die eine von ihnen Mesodermpartikelchen, wie ich mich damals ausdrückte, oder Mesoplasma, wie man heute sagen würde, enthält, die andere nicht. Aus dem Gesagten geht aber zugleich hervor, daß die Arbeit van Benedens damals bereits durch andere Arbeiten über wirbellose Bilaterien, vor allem durch die Arbeiten Grobbens und Hatscheks vorbereitet war. Endlich erwähne ich aus jener Zeit noch die Arbeit Pattens über die Entwicklung von Patella (1885). Aus ihr ging hervor, daß die Furchung und Keimblätterbildung hier in wesentlich derselben Weise verläuft, wie ich dies einige Jahre vorher für Planorbis beschrieben hatte. Patten bemerkt, daß der Embryo zuerst radiär-symmetrisch sei, daß aber dieser Zustand nicht lange andauere, da zwei durch ihre Größe ausgezeichnete Zellen, die er als Endo-mesoderm cells bezeichnet, die ursprüngliche radiäre Symmetrie stören und den Embryo zu einem bilateral-symmetrischen Organismus machen. Diese zwei Zellen liegen nämlich rechts und links von der künftigen Medianebene des Embryo und liefern einerseits eine kleine Entodermzelle, andererseits eine große Mesodermzelle (primitive mesoderm cell), also entsprechend meinen Urzellen des Mesoderms; aus jeder Urzelle bilde sich dann ein Mesodermstreifen.

Alle diese Beobachtungen lagen bereits vor, als van Beneden im Jahre 1888 in Würzburg seine Tafeln zur Gastrulation der Säugetiere erläuterte und ich über die Bildung und Differenzierung des Mesoderms sprach und dabei die Theorie der Gastrulation der Amnioten zur Sprache brachte. Sie wurden aber von Hubrecht und Keibel nicht beachtet, sonst hätten sie die Gastrulation nicht als einen Differenzierungsprozeß bezeichnen können. Man konnte also schon vor 26 Jahren mit Sicherheit sagen, daß, wenigstens in den angeführten Fällen, die Differenzierung der Zellen des Keimes zu Ento- und Ektomeren und meistens auch zu Mesomeren der Gastrulation vorausgeht, und daß diese erst einsetzt, wenn jene vollendet ist, daß also, wie ich schon vor 35 Jahren sagte, die Gastrulation nur dazu diene, bestimmte, bereits gebildete oder zur Differenzierung gelangte Organanlagen — ich hatte damals „Keimblätter“ gesagt, was, wie ich zeigen werde, nicht für alle Fälle paßt — an ihre Bestimmungsorte gelangen zu lassen.

Durch die angeführten Arbeiten waren der Entwicklungsgeschichte ganz neue Bahnen gewiesen worden, Bahnen, die notwendig zur „Cell-lineage“-Forschung führen

mußten, deren glänzende Ergebnisse uns immer wieder aufs neue in Staunen und Bewunderung setzen. — In einer Arbeit wie der vorliegenden, die zum größten Teil einen historischen Charakter hat, ist es wohl am Platze, den Anfängen dieser Forschungsrichtung genauer nachzugehen. Bis in die erste Hälfte der siebziger Jahre wurde der Furchung der Wirbellosen, wenigstens soweit ihre Details in Frage kommen, nur wenig Aufmerksamkeit geschenkt. Rühmliche Ausnahmen bildeten vor allem die bewunderungswürdigen Untersuchungen Lovéns über die Furchung von Modiolaria und Cardium, zweier mariner Lamellibranchier, aus dem Jahre 1848 (!)[1], sodann die Untersuchungen Kowalewskys an Euaxes aus dem Jahre 1871[2]) und die im Jahre 1875 erschienenen Arbeiten Fols über die Entwicklung der Pteropoden und Heteropoden. Aber das waren nur Ausnahmen, und die Zahl der genau untersuchten Fälle war noch zu gering, um allgemeine Schlüsse daraus ziehen zu können. Nun hatte ich im Jahre 1874 in Jena die Furchung von *Limnaea, Planorbis* und anderen Süßwasserpulmonaten untersucht und im Frühjahr 1875 an der eben errichteten zoologischen Station in Triest die Furchung von *Doto, Tergipes* und *Aeolis*, drei Nudibranchiern, sowie von *Acera bullata*, einem tectibranchen Opisthobranchier, studiert. Später hatte ich noch Gelegenheit, die Furchung eines Süßwasserprosobranchiers, der mit der bekannten *Paludina vivipara* verwandten *Bithynia tentaculata*, genauer kennen zu lernen. So verschieden nun der äußere Habitus dieser Schnecken war — man vergleiche nur eine Limnaea mit einer Doto —, so zeigten sie doch alle in ihrer Furchung eine prinzipielle Übereinstimmung. Namentlich war mir die Art der Entstehung und die gleiche Größe der vier

---

[1]) Die Arbeit S. Lovéns war ursprünglich im Jahre 1848 in den „Abhandlungen der Kgl. Schwedischen Akademie der Wissenschaften" erschienen und dann im Jahre 1879 in deutscher Übersetzung unter dem Titel „Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Mollusca Acephala Lamellibranchiata" wieder herausgegeben worden. Ich erwähne nur, daß Lovén schon damals nicht bloß die ersten Stadien der Furchung, sondern auch die Bildung des ersten Ektomerenquartetts von Modiolaria durchaus richtig beobachtete und zeichnete.

[2]) Kowalewsky, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Acad. Pétersbourg VII. sér. T. XVI. 1871. Kowalewsky hat bei Euaxes nicht bloß die ersten Teilungen, sondern auch das Achtzellenstadium mit dem typisch gelagerten ersten Ektomerenquartett genau beobachtet. Auch spätere Furchungsstadien finden sich abgebildet.

Zellen des heute so genannten ersten Ektomerenquartettes aufgefallen und nicht minder auch die Entstehung und Lage der Zellen des zweiten Quartettes. Trotz dieser Übereinstimmung im allgemeinen zeigten aber die Nudibranchier wieder gewisse Eigentümlichkeiten, durch die sie sich von den Tectibranchiern, und diese wieder Eigentümlichkeiten, durch die sie sich von den Prosobranchiern unterschieden usw. Diese Verschiedenheit der Furchung im einzelnen bei prinzipieller Übereinstimmung im ganzen machte damals auf mich einen überaus tiefen Eindruck. Dieser wurde noch verstärkt, als ich im Sommer 1875 in Jena bei der Untersuchung der Furchung der Malermuschel (Unio pictorum) Eigentümlichkeiten fand, die sich schwer mit denen der Gastropodenfurchung in Einklang bringen ließen. Vor allem fiel mir auf, daß die zwei ersten Furchungszellen von Unio sehr verschieden groß waren, während sie bei den von mir untersuchten Gastropoden gleiche Größe hatten, und weiter konnte ich keine Furchungszellen finden, die ich mit den vier Zellen des heute so genannten ersten Ektomerenquartettes hätte vergleichen können; die Zellen dieses Quartettes entstehen nämlich bei den Muscheln nicht gleichzeitig, wie bei den von mir untersuchten Schnecken, und überdies sind die aus der Teilung der ersten vier Blastomeren hervorgehenden Mikromeren, die eben das erste Ektomerenquartett bilden, nicht durchwegs und immer von gleicher Größe. Daß in der Tat trotz dieser Unterschiede zwischen der Furchung der Muscheln und Schnecken eine prinzipielle Übereinstimmung herrscht, hat erst sehr viel später Frank Lillie erkannt.

Die erwähnten Beobachtungen nun hatten mich damals (1876) zu einer Hypothese geführt, die ich in folgenden Worten zum Ausdrucke brachte: „Es scheint nach allen bisherigen Beobachtungen nicht unwahrscheinlich zu sein, daß jede mehr oder weniger scharf umschriebene Tiergruppe ein gemeinsames, für alle Glieder dieser Gruppe gültiges Furchungsschema besitze, und daß es daher durchaus nicht undenkbar sei, daß man künftig einmal aus der größeren oder geringeren Übereinstimmung im Furchungsprozesse auf eine engere oder weitere Verwandtschaft zweier oder mehrerer Tierformen wird schließen können." Die 38 Jahre, die seitdem verflossen sind, haben diese Erwartungen vollauf gerechtfertigt. — Aber die Stunde flieht, und die jungen Forscher, die sich heute mit ähnlichen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen beschäftigen, finden keine Zeit mehr, sich um die

Geschichte ihrer Wissenschaft zu kümmern. Es scheint fast, als könnten sie es nicht begreifen, daß es auch vor ihnen Leute gab, die, wenn sie etwas beobachteten, auch etwas dabei dachten. So hat denn auch Treadwell, ein junger amerikanischer Forscher, in seiner verdienstvollen „Cytogeny of Podarke obscura" (Journ. of Morph. Vol. 17, 1901), einem polychaeten Anneliden, die Ansicht ausgesprochen, ich hätte die Bedeutung dieser Übereinstimmung in den Furchungsarten verschiedener Tiergruppen nur erraten, und meine Hypothese sei viel eher ein glücklicher Einfall, als ein auf Tatsachen gegründeter logischer Schluß gewesen. Seine Worte lauten: „This hypothesis must be considered as a more or less fortunate guess than as following logically from his results" (S. 456). Er stützte sich dabei darauf, daß mir Lillie einige Ungenauigkeiten in der Darstellung des Furchungsverlaufes von Unio nachgewiesen hatte, Ungenauigkeiten, die aber an den obenerwähnten Tatsachen — vor allem in Beziehung auf die Gastropoden —, die auch heute volle Gültigkeit haben, nicht das allergeringste ändern. Treadwell hat auch vergessen zu bedenken, daß zwischen meiner und Lillies Arbeit fast 20 Jahre liegen, und daß um die Mitte der siebziger Jahre Fragen wie die vorliegende noch durchaus neu und ungewohnt waren. In den 20, die zwischen mir und Lillie, und den 25 Jahren, die zwischen mir und Treadwell liegen, hatte aber die Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere ganz enorme und zu jener Zeit noch kaum geahnte Fortschritte gemacht. — Ebenso ungerecht beurteilt Treadwell meine Ansichten über die Ursachen der verschiedenen Größe der Blastomeren. Er zitiert meine Beobachtungen über die Furchung der Gastropoden und sagt dann, nach meiner Ansicht sei die primäre Ursache der verschiedenen Größe der Blastomeren in der Ansammlung von Nahrungsdotter in einer Furchungszelle oder einer Gruppe von solchen zu suchen. Dabei vergißt er aber zu erwähnen, daß ich ausdrücklich drei Faktoren genannt habe, vor welchen die Größe der Blastomeren abhängt. Meine Worte (Planorbisentwicklung 1879) lauten: „Wir sehen also, daß die Größe der Furchungskugeln in erster Linie von der Menge und in zweiter von der Verteilung des Nahrungsdotters abhängig ist. Ein dritter Faktor, der dieselbe beeinflußt, liegt allem Anschein nach in der verschiedenen morphologischen und physiologischen Bedeutung der einzelnen Zellen." Der Satz, der hier gesperrt gedruckt ist, und auf den ich großen Nachdruck lege, scheint Tread-

well ganz entgangen zu sein. Auch hier haben die folgenden Jahrzehnte gezeigt, daß meine Ansichten vollkommen berechtigt waren; oder will Treadwell auch da wieder behaupten, ich hätte den wahren Sachverhalt nur erraten?

Der Hinweis auf die Wichtigkeit und Bedeutung der Furchung war die erste Bedingung für die Möglichkeit des Zustandekommens einer systematischen und zielbewußten Cell-lineage-Forschung. Der zweite Schritt, der zu dieser Forschungsrichtung führte, war die Erkenntnis, daß das Wesen der Furchung nicht, wie man früher meinte, lediglich in der Zerkleinerung des im Ei angesammelten Bildungsmaterials zu suchen sei, also nicht lediglich in der gleichmäßigen Verteilung dieses Materials auf eine größere oder geringere Zahl gleichwertiger Bausteine, deren Bedeutung erst durch die Art ihrer Verwendung bestimmt werde, also eine Funktiom ihrer Lage sei[1]), sondern daß dieses

[1]) Zu dieser Ansicht neigt offenbar Heider noch jetzt. Auf S. 192 des Lehrbuchs der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Allgem. Teil, 3. Lfg., 1909, spricht er zunächst die Ansicht aus, daß die Fälle von determinativer Entwicklung jedenfalls durch „precocious segregation", durch vorzeitige Sonderung der Anlagen, entstanden zu denken sind. Es handele sich um möglichste Abkürzung der Ontogenese. „Wir werden die Fälle von nicht determinativer Entwicklung als diejenigen betrachten dürfen, welche das ursprüngliche Verhalten bewahrt haben." Ich stimme mit dieser Auffassung nicht überein, werde aber erst später auf diesen Gegenstand eingehen. Sodann fährt Heider fort: „Zwei Vorgänge sind es, welche die Keimblätterbildung der nicht determinativen Formen charakterisieren: 1. Die Sonderung der Anlagen und 2. ihre Verlagerung an die ihnen zukommende Stelle im ganzen. Beide Prozesse gehen hier so sehr Hand in Hand, daß uns vielfach eine bestimmte Anlage als abgegrenztes Keimesgebiet erst kenntlich wird, nachdem ihre Verlagerung erfolgt ist. Erst später setzen Prozesse der morphologischen resp. histologischen Differenzierung der die Anlage zusammensetzenden Zellen ein. Man möchte fast schließen, daß die Vorgänge histologischer Sonderung erst durch die eingetretene Verlagerung ausgelöst werden." (Von mir gesperrt.) Daß diese Auffassung unrichtig und unhaltbar ist, beweist u. a. die Tatsache, daß beim Amphioxus, der sehr oft als Beispiel nicht determinierter Entwicklung angeführt wird, nach McBride und Cerfontaine Chorda- und Mesodermanlage oder vielmehr die Zellen, die sich zur Chorda und zum Mesoderm entwickeln, schon bevor sie an ihre definitive Stelle gelangt sind, durch ihr Protoplasma, namentlich durch ihren Körnchenreichtum gekennzeichnet und von den eigentlichen Entodermzellen zu unterscheiden sind. Amphioxus erinnert dadurch an Cynthia, wo nach Conklin diese Unter-

Wesen in der Bildung morphologisch und funktionell verschiedenwertiger, selbsttätiger, aber aufeinander angewiesener Teilstücke, verschiedenwertiger Energiden, erblickt werden muß, die sich nach der Art ihrer Funktionen zu mehr oder weniger einheitlichen Organanlagen oder Komplexen zusammenordnen. Mit dieser Erkenntnis trat der Nachweis der Bildung von Keimblättern mehr und mehr in den Hintergrund, während in demselben Maße der Nachweis der Differenzierung und Sonderung bestimmter Organanlagen an Bedeutung gewann; es handelte sich fortan in erster Linie nicht mehr um den Nachweis, ob gewisse Organanlagen oder Anlagen größerer Organkomplexe in Form mehr oder weniger flächenhaft ausgebreiteter Zellaggregate oder Membranen, eben der Keimblätter, in die Erscheinung treten; vielmehr erschien nunmehr die Form dieser Anlagen oder Anlagenkomplexe von mehr sekundärer, untergeordneter Bedeutung. Je mehr sich diese Überzeugung Bahn brach, um so mehr wuchsen die Zweifel an der fundamentalen Bedeutung der Keimblättertheorie. Es ist bezeichnend, daß diese Zweifel nicht von jenen Forschern ausgingen, die sich ausschließlich mit der Untersuchung der Entwicklung der Wirbeltiere und vor allem der Amnioten beschäftigten — also nicht von den „reinen Wirbeltierzoologen"; von dieser Seite wurde kein Widerspruch gegen die alte, liebgewonnene Lehre laut. Die Zweifel gingen vielmehr von zoologischer Seite aus, also von der Seite derjenigen Forscher, deren Untersuchungen ganz oder fast ganz die Entwicklung der Wirbellosen zum Gegenstand hatten. Namentlich in den neunziger Jahren wurde die Frage nach der Berechtigung der Keimblättertheorie von dieser Seite lebhaft erörtert; ich nenne nur, ohne auf Vollständigkeit Anspruch zu machen, die Namen Hatschek (1893), Braem (1895), K. Heider (1897), Eisig (1898) und Meisenheimer (1899 und 1900).

schiede noch viel schärfer hervortreten; die Angaben Conklins wurden in neuester Zeit durch die orgfältigen Untersuchungen Duesbergs aufs glänzendste bestätigt. (Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft, Greifswald 1913.) Übrigens sehen ja auch die Entodermzellen einer Froschblastula anders aus als die Ektodermzellen usw. Nicht gleichzeitig, wie Heider meint, sondern schon vor der Anlagenverlagerung gehen „wichtige qualitative Veränderungen an den letzteren (darunter dürften wohl die Anlagen zu verstehen sein) vor sich." Daß die qualitativen Veränderungen auch nach der Verlagerung noch weiter fortschreiten, ist klar.

Zu einer Einigung hat die Diskussion aber nicht geführt. Während Heider auch jetzt noch (vgl. sein Lehrbuch 1909) an der Keimblättertheorie festhält[1]), ist Meisenheimer durch seine Arbeiten über Limax (1896) und Dreissensia (1899 und 1900) zu der Überzeugung gekommen, daß die Keimblättertheorie fallen zu lassen sei. Er spricht von den Keimblättern der Mollusken nur mehr, indem er das Wort zwischen Gänsefüßchen setzt, und sagt, man habe an die Stelle der Keimblätter eine Reihe von Organanlagen oder von ,,Primitivanlagen" zu setzen. Ganz besonders aber möchte ich betonen, daß auch Conklin in seiner großen Monographie über die Organisation und ,,Cell-lineage" des Ascidieneies aus dem Jahre 1905 sehr viel größeren Nachdruck auf den Nachweis der Differenzierung der Organanlagen des Embryos als auf den der Bildung von Keimblättern legt.

Mit der Erkenntnis der Wichtigkeit des Nachweises der Bildung bestimmter Organanlagen und ihrer Zurückführung auf bestimmte Furchungszellen (Urzellen) ging das Bestreben parallel, im Ei und den Furchungszellen bestimmte zur Bildung dieser Organanlagen notwendige Substanzen nachzuweisen. Diese Substanzen hat man bekanntlich als ,,organbildende" (organforming substances) bezeichnet. Ich habe darüber und über ihre Bedeutung und Umbildung in meiner Abhandlung ,,Über organbildende Substanzen und ihre Bedeutung für die Vererbung" (1906) ausführlich gesprochen und setze im folgenden die Kenntnis dieser Abhandlung voraus.

So hat also unsere Wissenschaft in den letzten Dezennien ganz neue Bahnen eingeschlagen. Während man es früher als eine ihrer Hauptaufgaben betrachtete, die genetischen Beziehungen der Organe zu den Keimblättern, also zu bestimmten Zellschichten des embryonalen Körpers, festzustellen, haben die neueren Ergebnisse diese Schichten als Formationen von mehr nebensächlicher Be-

[1]) Für Heider ist ,,ein Keimblatt irgend ein abgegrenztes Zellaggregat, welches bei normaler Eientwicklung einer bestimmten Körperschicht den Ursprung gibt" (Lehrbuch, Allgem. Teil, 3. Lfg., S. 173). ,,Die Keimblätter sind ... demnach nichts weiter als Anlagen bestimmter Körperschichten bei normaler Entwicklung aus dem Ei" (S. 177). Heider nennt also ein Keimblatt nicht ein Blatt oder eine Schicht des embryonalen Körpers, sondern nur die ,,Anlage" eines solchen Blattes. Bei einer solchen Definition kann er natürlich leicht Anhänger der ,,Keimblättertheorie" bleiben; er tut nur der Sprache und dem Begriffe des Wortes ,,Blatt" Gewalt an.

deutung erkennen lassen. Nicht die Ableitung der Organe oder Organanlagen von Keimblättern, sondern ihre Zurückführung auf bestimmte Furchungszellen (Urzellen) haben wir anzustreben; aber auch damit haben wir uns nicht zu begnügen; wir müssen trachten, die in den Furchungszellen enthaltenen und zur Bildung jener Organanlagen erforderlichen Substanzen auf bestimmte und bestimmt lokalisierte Teile des Eiplasmas zurückzuführen. Darin erblicken wir eine der Hauptaufgaben der Entwicklungsgeschichte unserer Tage. Aufgabe einer ferneren Zukunft wird es dann sein, die Art und Wechselwirkung der Substanzen einer Zelle im allgemeinen und des Eies und seiner Abkömmlinge im besonderen zu untersuchen.

Eigentlich hätten schon die Beobachtungen Kowalewskys über die Entwicklung des Mesoderms des Regenwurmes (1871) und später meine eignen Beobachtungen über die Bildung desselben Keimblattes bei der Malermuschel (1876) Zweifel an der allgemeinen Gültigkeit der Keimblättertheorie, wenigstens mit Rücksicht auf das sogenannte mittlere Keimblatt, erwecken sollen. Denn eine Anlage eines Organs oder Organkomplexes oder, um mit Haeckel zu reden, eines Primitivorgans, die nur aus zwei Zellen von mehr oder weniger rundlicher Form besteht, kann man doch, ohne der Sprache Gewalt anzutun, nicht als ein „Blatt" bezeichnen. Und als ich dann später bei Planorbis ein Stadium fand, in welchem das Entoderm nur aus vier und das Mesoderm gar nur aus einer einzigen Zelle bestand, hätte ich, wie mir heute scheint, konsequenterweise die Keimblättertheorie, soweit die Mollusken in Frage kamen, fallen lassen müssen. Denn auch vier Zellen bilden noch kein Blatt, zumal wenn sie nicht platt, sondern mehr oder weniger kugelig sind. Aber ich und wohl wir alle, die wir damals an der Arbeit saßen, waren von der Bedeutung dieser Theorie so durchdrungen, daß wir glaubten, ohne sie zu keinem wissenschaftlichen Verständnis der Entwicklung gelangen zu können[1]), und als dann bald darauf Grobben bei Moina Blastulae fand, in denen das Entoderm gar nur durch eine oder zwei Zellen repräsentiert war, und in denen sich außerdem noch eine Genitalanlage fand, die in den jüngsten Stadien auch nur aus

[1]) In rein historischem Sinne hat E. B. Wilson zweifellos recht, wenn er in seiner Arbeit über die Cell-lineage von Nereis aus dem Jahre 1892 sagt: The germ-theory forms, in fact, the foundation on which the entire science of comparative embryology is built" (S. 363).

einer einzigen Zelle bestand, da hätte man sich sagen müssen: Wenn jene eine Zelle (Entomere) als ein Keimblatt bezeichnet werden darf, muß auch die Genitalzelle diesen Namen erhalten, und man muß also außer den beiden sogenannten primären Keimblättern in diesem Falle noch ein Genitalblatt[1]) unterscheiden. Man wäre also zu der Ansicht geführt worden, daß die Zahl und Art und Bedeutung der Keimblätter bei den verschiedenen Tieren eine sehr verschiedene sein könne. Kurz man hätte, wenn man konsequent gewesen wäre, aus einem Widerspruch in den anderen fallen müssen. Wir waren aber inkonsequent und merkten nicht die unhaltbare Lage, in die wir durch das Festhalten an der Keimblättertheorie geführt worden waren. Heute wissen wir, daß gewisse Organanlagen oder Anlagenkomplexe nur unter ganz bestimmten Bedingungen die Form von Blättern annehmen, daß aber diese Form etwas mehr Nebensächliches ist. So wissen wir, daß vor allem eine mächtige Ansammlung von Nahrungsdotter die Organanlagen zwingen kann, sich flächenhaft in Form von Blättern auszubreiten. Bekanntlich ist dies ganz besonders bei den Wirbeltieren mit discoidaler Furchung der Fall. Nun galt die Entwicklung des Hühnchens lange Zeit geradezu als Paradigma der Wirbeltierentwicklung überhaupt. Am Hühnchen hatte schon C. Fr. Wolff seine berühmten Untersuchungen über die Bildung des Darmkanals angestellt, die ihn auf den Gedanken führten, daß, ähnlich wie bei den Pflanzen, auch bei den Tieren der Körper aus blattförmigen Organanlagen den Ursprung nehme. Dieser Gedanke wurde dann von Pander und v. Baer zur Keimblättertheorie erweitert und von den späteren Forschern (Reichert, Remak, Kölliker, His und vielen anderen) mit mehr oder weniger Glück und Geschick weiter ausgebaut. So hat also die Keimblättertheorie in der Tat von einem speziellen Fall, der noch dazu durchaus nicht den Vorzug der Einfachheit hat, den Ausgang genommen. Die späteren Untersuchungen haben dann gezeigt, daß

[1]) Heider (l. c. S. 181) sagt, die Gruppe der Genitalzellen nehme eine besondere Stellung ein, und sie seien „keinem der drei Keimblätter zuzurechnen". Sie seien aber häufig einem der Keimblätter „beigemischt, ohne ihm wirklich anzugehören". Wenn man den Genitalzellen eine besondere Stellung einräumt, muß man das gleiche mit der Chordaanlage einer Cynthia oder mit den Trochoblasten einer Molluskenblastula tun. Kurz, wir werden auch hier wieder dazu geführt, nicht Keimblätter, sondern Anlagen oder Anlagenkomplexe oder Urzellen zu unterscheiden.

ein mächtiger Nahrungsdotter keineswegs der einzige Faktor ist, der eine Organanlage veranlassen kann, sich flächenhaft auszubreiten. Ein zweiter, vielleicht nicht minder wichtiger Faktor ist in der Größe, Zahl und Form der Zellen einer Organanlage zu suchen. Ist die Zahl der Zellen gering und ihre Form mehr oder weniger kugelig, so kann von einem Keimblatt nicht wohl gesprochen werden. Ein Mesoderm, das nur aus zwei Zellen besteht, wie solche als „Urzellen des Mesoderms" so ungemein häufig bei den wirbellosen Bilaterien vorkommen, kann nicht gut als ein Blatt bezeichnet werden, und wenn später jede Urzelle einen Mesodermstreifen liefert, an dessen Hinterende sie als Teloblast oder Polzelle lange Zeit erhalten bleibt, so bilden die beiden Streifen zusammen auch noch kein Blatt im strengen Sinne des Wortes. Und ähnliches gilt vom Entoderm, wenngleich dieses viel häufiger als das Mesoderm die Form eines Blattes anzunehmen pflegt. Solange aber die Anlage des Mitteldarmes eines Embryo nur aus zwei, drei oder vier Zellen besteht, wird man kaum von einem Blatte sprechen dürfen; wohl aber ist dies vielleicht schon erlaubt, wenn die Anlage aus zwanzig oder mehr Zellen besteht, die epithelartig nebeneinander liegen. So haben also auch die Zahl und die Form der Zellen einen Einfluß auf die Form der Organanlagen oder Anlagenkomplexe. Im allgemeinen kann man sagen, daß wohl nur die Anlage der äußeren Haut des Embryo, also das Ektoderm, stets die Form einer Zellschicht oder eines Blattes besitzt; viel seltener ist dies schon bei der Anlage des Epithels des Mitteldarmes und seiner Derivate, beim Entoderm, der Fall; und am seltensten und nur unter ganz bestimmten, keineswegs häufigen Bedingungen bei dem Anlagenkomplex, den man unter dem Namen des Mesoder mszusammenfaßt. (Streng genommen würden auch die griechischen Namen Ektoderm, Entoderm und Mesoderm, da sie bekanntlich vom Worte δέρμα, Haut, abzuleiten sind, wegfallen müssen; indessen will ich mich nicht allzu tief in etymologische Erörterungen einlassen.)

Ich möchte aber nicht mißverstanden werden: ich will mit dem Gesagten keineswegs der Meinung Ausdruck geben, daß man nunmehr den Ausdruck Keimblatt ganz fallen lassen müsse. Im Gegenteil, dieser Ausdruck kann für bestimmte Fälle, vor allem für die ersten Organanlagen oder Anlagenkomplexe der Wirbeltiere, sehr wohl beibehalten werden, ja er ist für diese

recht bezeichnend. Man darf nur nie vergessen, daß die Keimblätter lediglich Organanlagen von bestimmter Form sind. Der weitere Begriff ist der der Organanlagen; der engere der der Keimblätter.

Von diesen Gesichtspunkten aus müssen die Beobachtungen der letzten zwei Dezennien beurteilt werden; man wird finden, daß bei determinierter Entwicklung so gut wie nie Formationen gebildet werden, die den Namen von Keimblättern im strengen und ursprünglichen Sinne des Wortes verdienen. Ich will im folgenden eine ganz summarische Übersicht über die ersten Entwicklungsvorgänge bis zur Sonderung der Organanlagen in der Blastula oder in einem Entwicklungsstadium, das dem der Blastula entspricht, geben. Dabei beginne ich mit den Arbeiten über die Entwicklung der Mollusken, und zwar deshalb, weil, wie ich wohl sagen darf, meine Arbeit über die Entwicklung der Tellerschnecke (Planorbis) den ersten Anstoß zur Cell-lineage-Forschung gegeben hat[1]). Zunächst erschienen in den Jahren 1891 und 1892 zwei vorläufige Mitteilungen Conklins

[1]) Es ist nicht richtig, wenn K. Heider sagt, daß die Arbeit Blochmanns über die Furchung von Neritina als Vorläufer dieser Richtung in dem Sinne anzusehen sei, als wäre sie es in erster Linie gewesen, wodurch die Cell-lineage-Forschung eingeleitet worden sei (l. c. S. 92), oder wenn er, damit im Widerspruch, ein anderes Mal (S. 326) schreibt, die Arbeiten Grobbens über Moina und Cetochilus seien „überhaupt die ersten unter allen embryologischen Arbeiten gewesen, durch welche wir mit einer Entwicklungsweise streng determinativen Charakters bekannt wurden“. Gewiß haben diese Arbeiten zu den Vorläufern der Cell-lineage-Forschung gehört! Aber die ersten Arbeiten, welche dazu führten, waren sie nicht. Die Arbeit Blochmanns über Neritina und die nicht minder wichtige und wertvolle Arbeit Grobbens über Cetochilus sind im Jahre 1881 erschienen; da meine Arbeit über Planorbis im Jahre 1879 erschien, so könnte also nur die im gleichen Jahre erschienene Arbeit Grobbens über Moina in Betracht kommen. Über die Art und die Zeit der Entstehung beider Arbeiten bin ich nun dadurch genau unterrichtet, daß Grobben und ich damals gleichzeitig in Wien arbeiteten: Grobben im zoologischen Institute, ich in meiner Wohnung. Wir standen stets im freundschaftlichsten Verkehr miteinander und teilten uns unsere Beobachtungen gegenseitig mit. Meine Untersuchungen über die Furchung und Keimblätterbildung von Planorbis waren schon im Jahre 1878 abgeschlossen, und die Arbeit erschien auch etwas früher als diejenige Grobbens. Der Nachtrag über den „pedicle of invagination“ aber ist erst nach Grobbens Arbeit erschienen; er konnte aber meine Schlußfolgerungen nur in untergeordneter Weise vervollständigen, keineswegs aber ändern.

über die Furchung von Crepidula, denen im Jahre 1897 die ausführliche Arbeit folgte. Diese gehört zu dem Besten, was wir auf entwicklungsgeschichtlichem Gebiete besitzen, und wird stets als Muster sorgfältiger und gewissenhafter Forschung betrachtet werden müssen. In ihr wurden auch zuerst die Begriffe der determinierten und nicht determinierten Entwicklung in aller Klarheit und Schärfe festgelegt. Bald nach den vorläufigen Mitteilungen Conklins aus dem Jahre 1892 ging dann aus dem zoologischen Institute in Berlin eine vorzügliche Arbeit über die Furchung und Keimblätterbildung von Umbrella, einem Pleurobranchier, hervor, in welcher ihr Autor, Heymons, u. a. die von mir an Planorbis (1879), von Blochmann an Neritina (1881) und von Conklin an Crepidula (1891 und 1892) beobachtete Art der Entwicklung der Urmesodermzellen bestätigte, eine Bestätigung, die zu jener Zeit um so wichtiger war, als sich von einigen Seiten lebhafter Widerspruch dagegen erhoben hatte. — In den Jahren 1894 und 1895 erschienen sodann zwei Abhandlungen C. A. Kofoids über die Entwicklung von Limax und gleichfalls im Jahre 1895, aber nach Kofoids zweiter Abhandlung, eine Arbeit Joh. Meisenheimers über die Furchung und Keimblätterbildung von Limax maximus. Die zweite Arbeit Kofoids war, abgesehen von der genauen Feststellung des Furchungsverlaufes von Limax noch ganz besonders dadurch von Wichtigkeit, daß in ihr zuerst eine rationelle Nomenklatur für die Abkömmlinge der Eizelle eingeführt wurde, wodurch die Beschreibung und gegenseitige Verständigung wesentlich erleichtert wurde[1]). Im Jahre 1896 erschien dann die in weiten, namentlich entwicklungsmechanischen Kreisen bekannt gewordene kleine, aber wichtige Arbeit H. E. Cramptons über die Entwicklung von Ilyanassa, einem marinen Prosobranchier, durch welche zuerst der Nachweis geliefert wurde, daß bei den Schnecken, also bei Formen mit exquisit determinierter Entwicklung, die prospektive Bedeutung der Furchungszellen mit der prospektiven Potenz zusammenfällt, mit anderen Worten, daß aus einer isolierten Furchungszelle sich nicht mehr entwickelt, als wenn die Zelle im Eiganzen gelassen wird, also bei ungestörter Entwicklung. — Im gleichen Jahre (1896) erschien eine kurze Mitteilung von C. Tönniges über die Entwicklung von Paludina vivipara, die zwar in erster Linie die Bildung des Mesoderms

[1]) Über die Geschichte der verschiedenen Nomenklatursysteme (Lillie, Wilson, Conklin usw.) vgl. man Heider, l. c.

und das vielumstrittene Schicksal des Blastoporus dieser Schnecke zum Gegenstande hatte, aber auch einige gute Angaben über die Furchung und erste Differenzierung des Keimes brachte. Die Arbeit ist durch große Sachlichkeit und Sorgfalt ausgezeichnet. Im Jahre 1897 erschien sodann eine vorläufige Mitteilung Holmes' über die Cell-lineage von Planorbis trivolvis, der drei Jahre später der ausführliche Bericht folgte. Leider blieben diese beiden Publikationen hinter den ausgezeichneten Arbeiten Conklins über Crepidula und Kofoids über Limax, sowie auch hinter den im Jahre 1897 erschienenen vorläufigen Mitteilungen Wierzejskis über Physa, einem mit Planorbis sehr nahe verwandten Süßwasserpulmonaten, erheblich zurück. Dieser Mangel betraf nicht bloß die Abbildungen, sondern auch den Text. Auch ist es sehr wenig erbaulich, einen Forscher, dessen Leistungen an Originalität und Gründlichkeit so ziemlich alles zu wünschen übriglassen, sich zum Richter über seine Vorgänger aufwerfen zu sehen. — Mit der Untersuchung der Furchung und Anlagenbildung von Aplysia limacina beschäftigte sich sodann eine Arbeit Carazzis aus dem Jahre 1900, die als vorläufige Mitteilung anzusehen war, und der dann im Jahre 1905 die ausführliche Beschreibung folgte. Diese Arbeiten verdienen namentlich insofern Beachtung, als sie nach langer Zeit wieder einen tectibranchen Opisthobranchier in den Kreis der Untersuchungen zogen[1]).

Mit der Entwicklung der Nudibranchier beschäftigten sich zu jener Zeit Viguier und D. Br. Casteel. Jener untersuchte die Furchung und Organbildung von Thetys (1898), dieser lieferte eine glänzende Arbeit über die Cell-lineage und erste Entwicklung von Fiona marina (1904). Kurz vor der letztgenannten Arbeit waren zwei vorzügliche Abhandlungen Roberts über die Entwicklung von Trochus erschienen. Die zweite derselben, die unter dem Titel „Recherches sur le développement des Troques" im Jahre 1902 erschien, stellt eine umfangreiche Monographie über Schneckenentwicklung dar und zeichnet sich nicht bloß durch die Sorgfalt der Beobachtungen, sondern namentlich auch durch objektive und nahezu vollständige Zusammenstellung aller bis dahin beschriebenen Fälle von Cell-lineage bei den Mollusken aus[2]). Die im Jahre 1904 erschienenen

[1]) Daß auch ich vor langer Zeit (1875) einige Furchungsstadien von Acera bullata untersucht und (1879) abgebildet hatte, ist Carazzi entgangen.

[2]) Aus dieser Zusammenstellung kann jeder ersehen, daß meine Planorbisarbeit aus dem Jahre 1879 den Anfang gemacht hat.

Arbeiten E. B. Wilsons über das Furchungsmosaik und die Keimeslokalisation von Patella und Dentalium sind namentlich in entwicklungsphysiologischer Hinsicht von der größten Bedeutung; sie gehören zu den besten experimentellen Arbeiten über diesen Gegenstand aus den letzten Jahren[1]). — Nun folgte im Jahre 1906 die große Arbeit Wierzejskis über die Embryologie von Physa fontinalis. Hatte er neun Jahre vorher in seiner ersten Arbeit lediglich die Entwicklung des Mesoderms ins Auge gefaßt, wobei es ihm gelungen war, eine auf Unio bezügliche Angabe Lillies über die Entstehung eines Teiles des Mesoderms aus dem Ektoderm (larval mesoblast Lillies) zu bestätigen, so lieferte er in seiner zweiten größeren Arbeit eine überaus wertvolle Beschreibung der ersten Entwicklung und Organdifferenzierung dieses Pulmonaten. Trotzdem die Arbeit einige meiner Ansicht nach recht unwahrscheinliche Angaben enthält (dazu gehört vor allem die späte Bildung von Entodermzellen aus dem „primären" Mesoderm), möchte ich sie direkt den Arbeiten Conklins an die Seite stellen. Sie ist zweifellos eine der besten Arbeiten über die Entwicklung der Wirbellosen, die wir besitzen. — Endlich will ich von den Arbeiten, welche in den letzten zwei Dezennien über Gastropodenentwicklung erschienen sind, noch ganz besonders die schönen Untersuchungen Conklins über Fulgur (1907) erwähnen, die vor allem deshalb von Interesse sind, weil hier die vier Makromeren durch ungeheure Größe und einen mächtigen Nahrungsdotter ausgezeichnet sind, und weil trotzdem die organbildenden Substanzen in derselben Weise lokalisiert sind und die Furchung im Prinzip genau so abläuft, wie bei den Schnecken mit wenig Nahrungsdotter und infolgedesssn verhältnismäßig kleinen Makromeren.

Auch die Cell-lineage und Bildung der Organanlagen der Amphineuren, die bekanntlich früher allgemein zu den Gastropoden gestellt wurden, sind in neuerer Zeit Gegenstand genauer Untersuchung gewesen. Nachdem schon Kowalewsky im Jahre 1883 einen guten Anfang gemacht hatte, folgten im Jahre 1893 die wertvollen Beiträge zur Embryologie von Chiton von M. M. Metcalf und im Jahre 1899 die ausgezeichnete Arbeit von Harold Heath über die Entwicklung von Ischnochiton. Die letztere Arbeit ist abgesehen von den hier in Betracht kommenden Fragen auch ganz besonders durch die allgemeinen Betrachtungen über Zellhomologien, über die Aus-

[1]) Vgl. darüber meine Abhandlung über organbildende Substanzen (1906).

gangs- oder Stammform der Trochophora[1]), über das Problem der Metamerie usw. von Wichtigkeit.

Auch die Entwicklung der Muscheln wurde nicht vernachlässigt, wenn auch die Zahl der Arbeiten darüber eine auffallend geringe ist. Im Jahre 1893 erschien zunächst die schöne Arbeit Stauffachers über die Eibildung und Furchung von Cyclas cornea, und zwei Jahre später folgte die grundlegende Arbeit F. R. Lillies über Unio, nachdem derselben schon zwei Jahre früher ein vorläufiger Bericht vorausgegangen war. Die beste Arbeit aber über Muschelentwicklung scheint mir diejenige Joh. Meisenheimers über Dreissensia polymorpha aus dem Jahre 1901 zu sein. Meisenheimer war es auch, der, wie schon erwähnt, am entschiedensten gegen die festgewurzelte Meinung, daß die Keimblättertheorie auf die Wirbellosen angewendet werden müsse, Stellung genommen hat.

Die Resultate dieser zahlreichen Arbeiten stimmen in allen für unsere Frage nach der Organdifferenzierung wichtigen Punkten vollkommen miteinander überein. Was zunächst die Arbeiten über die Gastropoden betrifft, so hat sich gezeigt, daß bei allen Formen, gleichviel ob die Menge des Nahrungsdotters so groß ist wie bei Fulgur (Conklin) oder so klein wie bei Crepidula plana (Conklin) oder ob sie die Mitte zwischen diesen Extremen hält wie bei Planorbis (Rabl, Holmes), Physa (Wierzejski), Fiona (Casteel), Trochus (Robert) oder endlich Crepidula fornicata (Conklin), welch letztgenannte Form

[1]) Mit Rücksicht auf das früher über Hubrechts Auffassung der Trochophora als eines radiär symmetrischen Organismus Gesagte, will ich bemerken, daß Heath zu dem Schlusse kommt, ,,that the original ancestral form of the trochophore was a quadriradially symmetrical organism whose principal axis corresponds to that of the gastrula, and that the shifting of this axis is secondary" (p. 71). Ich glaube, daß sich Heath hier auf falschem Wege befindet. Von der Ur- oder Stammform der Protostomia (Grobben), d. h. derjenigen Bilaterien, bei welchen der Urmund zum bleibenden Mund wird und die während ihrer Entwicklung eine Trochophora durchlaufen, wird noch später die Rede sein. Hier will ich nur bemerken, daß sich Heath offenbar durch die ,,radiäre Symmetrie" der Furchung täuschen ließ und nicht bedachte, daß diese radiäre Symmetrie schon lange, bevor das Trochophorastadium erreicht ist, einer bilateralen Platz gemacht hat; diese Symmetrie gibt sich zunächst in der bilateralsymmetrischen Anordnung der beiden von mir sogenannten Urzellen des Mesoderms zu erkennen. Übrigens ist zu bedenken, daß Heath von einer ,,original ancestral form" der Trochophora spricht, während Hubrecht die Trochophora, die tatsächlich existiert, im Auge hat.

wieder etwas mehr Dotter besitzt, als etwa Planorbis oder Physa, daß also bei allen Gastropoden, ganz unabhängig von der Menge des Nahrungsdotters, drei Ektodermquartette gebildet werden, und daß stets die Zelle 4d (nach der Nomenklatur Kofoids) zum „Mesentoblasten" oder besser gesagt, zur Stammzelle des Mesoderms wird. Diese Zelle 4d entstammt derjenigen Makromere, welche vom Vierzellenstadium an hinter der von mir so genannten Querfurche (Raubers „Brechungsfurche") gelegen ist. Die übrigen Zellen des vierten Quartetts (die „sekundären Makromeren" nach Conklin), sowie die Zellen A—D, welche als „primäre" Makromeren den vegetativen Pol umgeben, werden zu Entomeren. So werden also schon relativ frühzeitig ektodermale, entodermale und mesodermale Elemente streng voneineinander geschieden, und zwar, was für uns von Wichtigkeit ist, schon in einem Stadium, das der Gastrulation vorausgeht.

Ähnlich wie bei den Schnecken verläuft die Furchung und Bildung der Organanlagen (die sogenannte Keimblätterbildung) auch bei den Amphineuren, wie die Untersuchungen Metcalfs und Heaths gezeigt haben.

Bei den Muscheln aber zeigt die Furchung eine gewisse Besonderheit, indem die Zelle D des Vierzellenstadiums, also die hinter der Querfurche gelegene Blastomere, die übrigen (A, B und C) an Größe bedeutend übertrifft, weshalb sie auch von Stauffacher, der, wie erwähnt, im Jahre 1894 die Furchung von Cyclas untersuchte, geradezu als Makromere bezeichnet und den übrigen drei Zellen des Vierzellenstadiums, die er Mikromeren nannte, gegenübergestellt wurde. Gegenwärtig gebraucht man indessen die Ausdrücke Makromeren und Mikromeren in anderem Sinne. Diese Größendifferenz zwischen der Zelle D und den anderen drei Zellen bleibt bis in spätere Furchungsstadien erhalten, und sie hat seinerzeit, als ich die Entwicklung der Malermuschel (Unio pictorum) untersuchte (1876), einen solchen Eindruck auf mich gemacht, daß ich auf Grund derselben die Furchung der Lamellibranchier derjenigen der Gastropoden gegenüberstellen zu müssen glaubte. Diese Auffassung hat sich später durch die Untersuchungen Lillies an Unio und Meisenheimers an Dreissensia als nicht haltbar erwiesen; es hat sich gezeigt, daß die Furchung der Muscheln nach wesentlich demselben Typus verläuft wie die der Gastropoden. Die auffallende Größe der Zelle D scheint, wie zuerst Lillie hervorhob, mit der mächtigen Ausbildung und früh-

zeitigen Entwicklung der Schalendrüse der Lamellibranchier in Beziehung zu stehen, eine Ansicht, die auch dadurch eine Stütze erhält, daß die gleiche Zelle bei solchen Gastropoden, bei welchen die Schale klein und rudimentär ist, wie bei Aplysia, klein, bei anderen dagegen, bei denen sie, wie bei den thekosomen Pteropoden groß ist, ebenso mächtig ist wie bei den Lamellibranchiern. — Ein anderer, vielleicht noch wichtigerer Unterschied zwischen der Furchung der Schnecken und Muscheln besteht darin, daß die Zellen des ersten Ektomerenquartettes bei den letzteren nicht gleichzeitig, sondern durch gewisse Zeitintervalle voneinander getrennt aus den Makromeren den Ursprung nehmen, ein Umstand, der zum Teil wohl mit der verschiedenen Größe der letzteren und vor allem mit ihrem Plasmagehalt zusammenhängen mag. Im ganzen und großen verläuft aber sowohl die Furchung als auch die Bildung der ersten Organanlagen und Anlagenkomplexe, also die Bildung der sogenannten Keimblätter der Muscheln so, wie die der Schnecken[1]). Überall sind die Organanlagen schon in der Blastula differenziert. Ja, man weiß, daß nicht bloß die primären Organanlagen oder Keimblätter, sondern innerhalb derselben, namentlich innerhalb des Ektoderms, auch gewisse sekundäre Anlagen bereits während der Furchung gebildet und von der Umgebung gesondert werden. So bildet sich z. B. die Anlage des Velums oder Prototrochs aus ganz bestimmten Zellen der Ektodermquartette, aus Zellen, die daher den Namen Trochoblasten erhalten haben; ebenso gehen die Scheitelplatten oder Cerebralganglien, die schon Fol auf die Zellen in der Umgebung des animalen Poles zurückzuführen gesucht hatte, aus den verbreiterten Seitenarmen und dem ventralen Schenkel des sogenannten Kreuzes hervor; ja bei Physa läßt sich, wie Wierzejski

[1]) Bei manchen Schnecken finden sich kleine, sicherlich unwichtige Abweichungen von der allgemeinen Regel. So ist z. B. bei Trochus nach Robert die Teilung der Zelle 3 D in merkwürdiger Weise verspätet. Während sie sich bei den meisten Mollusken (für Planorbis habe ich dies schon im Jahre 1880 gezeigt) früher teilt als die drei anderen, den vegetativen Pol umgebenden Makromeren, teilt sie sich bei Trochus nach ihnen. Aus der Teilung gehen der sogenannte Mesentoblast 4 d, die Stammzelle des primären Mesoderms, und die primäre Makromere 4 D hervor, die, geradeso wie bei Planorbis, sehr viel kleiner ist als die Stammzelle des Mesoderms. Ein anderer Unterschied betrifft das Verhalten der primären Trochoblasten; er ist für uns von geringerer Wichtigkeit und ich gehe daher auf ihn hier nicht ein.

überzeugend dargetan hat, die spätere Kopfblase auf die Zellen des dorsalen Schenkels jenes ektodermalen Kreuzes zurückführen. Von ganz besonderer Wichtigkeit aber ist noch die frühzeitige Sonderung gewisser Ektodermzellen der Blastula, die später an der Bildung des Mesoderms beteiligt sind. Wie bei den Polycladen (Turbellarien) und Anneliden, tragen auch bei den Mollusken, wie zuerst Lillie in seiner Arbeit über Unio (1895) gezeigt hat, bestimmte Ektodermquartette zur Bildung des Mesoderms bei. Sie liefern wahrscheinlich den größeren Teil oder das ganze Mesoderm der Trochophora, während das entodermale, aus der Zelle 4d stammende Mesoderm das Rumpfmesoderm liefert. Dieses aus dem Ektoderm stammende Mesoderm der Trochophora hat verschiedene Namen erhalten. Lillie nannte es in seiner Arbeit über Unio „larval mesoblast" (1895), Wierzejski in seiner Mitteilung über das Mesoderm von Physa „sekundäres Mesoderm" (1897) und E. B. Wilson gebrauchte dafür in seiner sehr lesenswerten Schrift über Cell-lineage und Ancestral Reminiscence (1898) den Namen „Ektomesoblast". Damit stimmt auch der von den deutschen Autoren jetzt gewöhnlich gebrauchte Name „Ektomesoderm" überein. Wahrscheinlich geht dieses „larvale" oder ektodermale Mesoderm später ganz oder fast ganz zugrunde. Sehr häufig ist es das dritte Ektomerenquartett, und zwar die beiden vorderen Quadranten, also Abkömmlinge der nach der Nomenklatur Kofoids mit 3a und 3b zu bezeichnenden Furchungszellen, die dieses Mesoderm liefern; so auch bei Planorbis und Physa. Bei Crepidula dagegen entsteht es nach Conklin aus drei Zellen des zweiten Quartettes (2a, 2b und 2c). In anderen Fällen leitet es sich wieder in etwas anderer Weise ab. Lillie ließ es bei Unio einseitig, also asymmetrisch aus der Zelle $2a^2$ hervorgehen. Dagegen entstehen aber, wie ich nochmals betone und wie ich für Planorbis schon vor mehr als 34 Jahren gezeigt habe, die beiden Mesodermstreifen aus den zwei „Urzellen des Mesoderms", die am Hinterrande des Entodermzellenfeldes gelegen sind und durch bilateral-symmetrische Teilung der Zelle 4d entstehen.

So sehen wir also, daß bei den genannten Formen nicht bloß die primären Organanlagen (wenn wir als solche die Anlagen der äußeren Haut des Embryo, des Mitteldarmepithels und jenes mächtigen Organkomplexes, den wir als Mesoderm bezeichnen, verstehen), sondern auch zahlreiche sekundäre, wie die An-

lage des Zentralnervensystems, des Velums, der Muskulatur der Trochophora usw. zur Differenzierung gelangen, noch bevor es zur Bildung der Gastrula, also zur Verlagerung der Anlage des Mitteldarmepithels gekommen ist.

Alles das gewinnt noch an Bedeutung, wenn man bedenkt, daß man derselben Tatsache der frühzeitigen Differenzierung bestimmter Organanlagen auch bei Polycladen, Nematoden, Rotatorien, Nemertinen und polychaeten Anneliden begegnet. Was zunächst die Polycladen (Turbellarien) betrifft, so hatten schon die schönen Untersuchungen A. Langs (1884) keinen Zweifel an der Übereinstimmung ihrer Furchung mit derjenigen der Schnecken aufkommen lassen. In der Tat muß jeder, der die Furchung der Schnekken kennt, über ihre Ähnlichkeit mit der einer Discocoelis tigrina, die von Lang genau geschildert und abgebildet wurde, erstaunt sein. Auch hier werden durch abwechselnde dexiotrope und laeotrope Teilungen drei Ektodermquartette gebildet und im 28-Zellen-Stadium können 24 Ektomeren und 4 Entomeren unterschieden werden. Dazu ist allerdings zu bemerken, daß von den Ektomeren einige nicht ganz rein sind, insofern sie später noch an der Bildung des Mesoderms teilnehmen[1]); aber auch die Entomeren liefern nicht ausschließlich Darmepithel und seine Derivate, sondern die Zelle 3D läßt, wie die späteren Untersuchungen E. B. Wilsons an Leptoplana (1898), namentlich aber die vorzügliche Arbeit Frank M. Surfaces über Planocera inquilina (1907) gezeigt haben, auch noch genau so wie bei den Mollusken und Anneliden das primäre Mesoderm hervorgehen. Diese Zelle teilt sich nämlich, wie überall, in die Zellen 4 D und 4d, welch letztere genau so wie bei den anderen genannten Formen die Stammzelle des primären Mesoderms darstellt und sich, wie schon Lang — der übrigens über die Entstehung des Mesoderms noch anderer Meinung war — wußte, bilateral-symmetrisch in die beiden Urzellen des Mesoderms teilt. Nach Surface ist das ektogene Mesoderm bei den Polycladen von relativ geringer Bedeutung; weitaus die Hauptmasse, vor allem die Mesodermstreifen, werden vom entogenen Mesoderm geliefert. —

Als das Paradigma *κατ' ἐξοχήν* einer streng determinierten Entwicklung gilt heute allgemein die Furchung und Bildung der

[1]) K. Heider hält dieses Mesoderm wohl mit Recht für homolog mit dem larvalen Mesoderm der Mollusken und Anneliden.

Organanlagen von Ascaris megalocephala. Und doch bietet, wie mir scheint, die Entwicklung einer Crepidula oder Physa, abgesehen von der frühzeitigen Sonderung der Genitalanlage bei Ascaris, in mancher Hinsicht noch größeres Interesse. Bekanntlich verdanken wir die Kenntnis der Entwicklung des Pferdespulwurms hauptsächlich den schönen Arbeiten zur Strassens (1896), Boveris (1892 und 1899) und H. Müllers (1903). Die Untersuchungen Spemanns über Strongylus paradoxus (1895), H. E. Zieglers über Rhabditis nigrovenosa (1895) und E. Martinis über Cucullanus und Pseudalius (1903) zeigen, daß allen Nematoden wesentlich der gleiche Modus der Furchung und Organbildung gemeinsam ist. Einige, von dem allgemeinen Schema abweichende Angaben des so überaus genauen Martini über die Bildung des Stomodaeum und des Mesoderms der von ihm untersuchten Formen scheinen mir von keinem großen Belang zu sein. Von diesen Arbeiten ist namentlich die Beschreibung, die Boveri in der Festschrift für v. Kupffer gegeben hat, in den weitesten Kreisen bekannt geworden, und ich kann mich daher auf wenige Worte beschränken; ich folge dabei der Terminologie Boveris. Es ist bekannt, daß schon die prospektive Bedeutung der beiden ersten Furchungszellen von Ascaris eine verschiedene ist; die eine, hintere, hat Boveri Propagationszelle I. Ordnung genannt, die andere, vordere, Ursomazelle I. Ordnung oder primären Ektoblast[1]). Letztere liefert in der Folge nur Ektodermzellen. Die Propagationszelle I. Ordnung dagegen teilt sich beim nächsten Furchungsschritt wieder in zwei Zellen von ungleicher Bedeutung: in die Propagationszelle II. Ordnung und den Entomesostomatoblasten, dessen langer Name seine Bedeutung angibt. Derselbe teilt sich demnächst in den Entoblast und den Mesostomatoblast, während die Propagationszelle II. Ordnung bei der nächsten Teilung die Propagationszelle III. Ordnung und den sekundären Ektoblast liefert. So sind denn schon im Achtzellenstadium vier primäre Ektoblasten, ein Entoblast (Urentoblastzelle), ein Mesostomatoblast, eine sekundäre Ektodermzelle oder Caudalzelle, die das Ektoderm der hinteren Körperhälfte liefert, und die Stammzelle oder Propagationszelle III. Ordnung (die „Keimbahnzelle" nach A. Weismann) vorhanden. (Nach H. Müller liefert die Caudalzelle noch Zellen, die zur Verlängerung des Mesoderm-

[1]) Wie ich an frischen, ungefärbten, in Zweiteilung befindlichen Eiern gesehen habe, ist die Propagationszelle I. Ordnung dunkel und körnchenreich, die erste Somazelle hell und körnchenarm.

streifens nach hinten beitragen.) Bald darauf teilt sich der Mesostomatoblast, und zwar bilateral-symmetrisch, so daß die beiden Teilprodukte rechts und links von der Mittelebene zu liegen kommen. Die Urentoblastzelle dagegen und die Propagationszelle III. Ordnung teilen sich in je zwei hinter einander gelegene Zellen; die letztere in zwei ungleichwertige Zellen, nämlich in eine reine Ektodermzelle (nach H. Müller nimmt jedoch diese Zelle an der Bildung des sekundären Mesoderms teil) und in die Propagationszelle IV. Ordnung. Die beiden Entoblastzellen liefern durch abermalige Teilung ein aus vier Zellen bestehendes Entodermfeld, das später, bei der Gastrulation, in die Tiefe versenkt wird. Die Mesostomatoblasten lassen durch ungleichwertige Teilung je einen Mesoblasten und einen Stomatoblasten hervorgehen, die sich später ihrerseits abermals teilen. Die Propagationszelle IV. Ordnung dagegen teilt sich in zwei Zellen, die nach zur Strassen, Zoja und Müller als Urgenitalzellen zu betrachten sind, während nach Boveri die eine der beiden Zellen noch Ektoderm liefern soll. Die andere wäre dann als Propagationszelle V. Ordnung oder reine Urkeimzelle zu bezeichnen. Damit ist nun aber das Ende der Furchung noch keineswegs erreicht. Nach den schönen Untersuchungen E. Martinis über „Subcuticula und Seitenfelder der Nematoden" (Zeitschr. f. wiss. Zool. 1906—1908) führt dieselbe zur Bildung eines Zellmaterials von etwa 450—500 Zellen. Dann folgt „eine Pause, in der Zellteilungen kaum wahrgenommen werden". Während dieser Pause finden merkwürdige Verschiebungen, Umlagerungen und Umformungen statt, wie denn auch schon die etwas früher einsetzende Gastrulation, bei der Epibolie und Embolie in verschiedenem Maße beteiligt sein können, mit Recht von Martini als eine „Umlagerung", nicht als eine Differenzierung bezeichnet wird. Aber nicht bloß die Bildung der primären und sekundären Organanlagen, sondern auch die Bildung der Organe selbst aus diesen Anlagen ist vom höchsten, allgemein entwicklungsgeschichtlichen Interesse; sie zeigt, mit welch eherner Gesetzmäßigkeit die ganze Entwicklung verläuft und wie jeder Zelle des Körpers von allem Anfang an ihr Platz im Ganzen angewiesen ist; sie zeigt auch, daß nicht bloß die Lage, sondern auch die Zahl der Zellen genau festgesetzt ist, und daß bei so wenigzelligen Organismen, wie es die Nematoden sind, Schwankungen irgendwie erheblichen Grades kaum vorkommen. Selbst bei erwachsenen Tieren gibt „es Organsysteme, die innerhalb

derselben Gattung Zelle für Zelle übereinstimmen"[1]). Das Schlußkapitel der dritten Abhandlung aus dem Jahre 1908 bringt vorzügliche, klar durchdachte Betrachtungen über determinierte Entwicklung; dabei heißt es u. a. über die Entwicklung der Nematoden im Allgemeinen: „Die Nematodenentwicklung ist völlig determiniert von der ersten Furchung bis zur Geburt des typischen jungen Rundwurms. Das Mosaikprinzip zeigt sich in manchen Fällen noch über diesen Zeitpunkt hinaus nicht nur dadurch, daß die einmal gewonnene Konstanz histologischer Elemente fürs Leben erhalten bleibt, sondern auch darin, daß noch spätere Zellteilungen determiniert verlaufen" (S. 230).

Was die Furchung und Organbildung der Rotatorien betrifft, so läßt sich nach den darüber vorliegenden Arbeiten Tessins (1886), Zelinkas (1891) und Jennings (1896) noch keine zusammenfassende Darstellung geben. Nur so viel darf man wohl mit Sicherheit sagen, daß die Entwicklung eine determinierte ist, und daß die Differenzierung der Furchungszellen schon sehr früh (im Vierzellenstadium) beginnt. Im Einzelnen aber weisen unsere Kenntnisse hier noch große Lücken auf.

Nicht viel besser steht es mit unseren Kenntnissen der ersten Entwicklungsvorgänge der Nemertinen. Die älteren Arbeiten von Barrois, Metschnikoff und Anderen kommen heute wohl nicht mehr in Frage. Zu den besten neueren gehören diejenigen E. B. Wilsons (1903) und Ch. Zelenys (1904) über zwei verschiedene Cerebratulusarten (die amerikanische und die Mittelmeerform: Cerebratulus lacteus und marginatus). Leider ist die normale Furchung von beiden Forschern, denen es in erster Linie darum zu tun war, die Furchung von Eifragmenten und isolierten Blastomeren zu untersuchen, nicht weit genug verfolgt, um ein nur einigermaßen vollständiges Bild davon entwerfen zu können. Nur so viel läßt sich sagen, daß drei Ektodermquartette gebildet werden, und daß die Furchung, wie bei den Schnecken, abwechselnd dexiotrop und laeotrop verläuft. Aus den Experimenten geht überdies hervor, daß die Furchungszellen schon frühzeitig verschiedenwertig sind. Über den Ursprung der ersten Mesodermzellen ist nichts Sicheres bekannt; jedoch ist zu erwähnen, daß nach E. B. Wilson schon vor der Gastrulation zwei Urmesodermzellen vorhanden sein sollen.

[1]) Vgl. dazu meine Monographie über den Bau und die Entwicklung der Linse.

Sehr viel vollständiger und wertvoller sind die Angaben über die Entwicklung der Polychaeten (Anneliden). Als ein erster, noch recht wenig glücklicher Versuch, die Cell-lineage-Forschung auf die Anneliden zu übertragen, kann die kleine Arbeit v. Wistinghausens über die Entwicklung von Nereis Dumerilii aus dem Jahre 1891 gelten. Aber schon im nächsten Jahre (1892) wurde ein mächtiger Schritt vorwärts getan. Er ist gekennzeichnet durch eine große Arbeit Edm. B. Wilsons über „The Cell-lineage of Nereis" (Nereis limbata und megalops); die Untersuchungen beziehen sich hauptsächlich auf die erstere Form (auch die meisten Abbildungen zeigen die Vorgänge bei Nereis limbata). Wilson gab seiner Arbeit den Untertitel: „A Contribution to the Cytogeny of the Annelid body." In der Tat war diese Arbeit grundlegend für die ganze weitere Forschung auf dem Gebiete der Annelidenentwicklung. Aber auch wegen ihrer allgemeinen Betrachtungen über die Keimblättertheorie und ihre Beziehungen zur Frage nach der Bildung der Organanlagen, namentlich aber wegen ihrer kritischen Erörterungen über radiäre, spiralige und bilateral-symmetrische Furchung und ihrer Beziehungen zueinander ist diese Arbeit von der allergrößten Wichtigkeit. Nun folgten im Jahre 1894, vor allem aber im Jahre 1897 die schönen Arbeiten A. D. Meads über die erste Entwicklung einer großen Zahl mariner Anneliden (Amphitrite, Clymenella, Lepidonotus, Scolecolepis und Chaetopterus), sowie gleichfalls im Jahre 1897 die schon früher erwähnte Arbeit Treadwells über die Cytogenie von Podarke obscura, einem zu der Familie der Hesioniden gehörigen polychaeten Anneliden. Im Vergleich mit diesen Arbeiten Wilsons, Meads und Treadwells blieb die im Jahre 1898 erschienene große Monographie H. Eisigs über die Entwicklung der Capitelliden, die gewiß in vieler Hinsicht manche wertvollen Aufschlüsse enthielt, ein wenig zurück. Es gilt dies vor allem mit Rücksicht auf die uns hier beschäftigenden Grundprobleme der Furchung und der Bildung der Organanlagen und auf die Zurückführung der Organanlagen und Organe auf bestimmte „Protoblasten" (Wilson) oder „Urzellen" (Rabl). Auch begreift man nicht, wie Eisig, dem jede Erfahrung über die Entwicklung der Wirbeltiere fehlt, dazu kommt, von seinem Standpunkt aus Forschern, die sich jahrzehntelang mit Wirbeltierentwicklung abgegeben haben, vorschreiben zu wollen, was sie unter einem „Urwirbel" zu verstehen haben u. dgl. m.

Eine ganz hervorragende Stellung in der Cell-lineage-Forschung der letzten Jahrzehnte nehmen dagegen die Arbeiten C. M. Childs

(1897 und namentlich 1900) über die erste Entwicklung von Arenicola und Sternaspis ein. Auch eine Arbeit R. Woltereck's über die Entwicklung von Polygordius verdient hervorgehoben zu werden; sie ergänzt in mancher Hinsicht die Arbeit Treadwells über Podarke. Endlich mögen noch die vor allem in entwicklungsphysiologischer Hinsicht interessanten Untersuchungen Lillies über Chaetopterus Erwähnung finden.

So liegt also aus den letzten zwanzig Jahren eine große Zahl ausgezeichneter Beobachtungen über Annelidenfurchung vor, die uns gestattet, uns ein übersichtliches Bild zu entwerfen. Die Hauptresultate aller dieser Arbeiten können wir in wenige Worte zusammenfassen. Geradeso wie bei den Polycladen und Mollusken bezeichnet auch bei den Anneliden die Zelle D des Vierzellenstadiums, also die Zelle, aus der schließlich die Stammzelle des primären Mesoderms hervorgeht, das Hinterende des künftigen Körpers. Die Medianebene schneidet sie mitten entzwei. Die Zelle B bezeichnet das Vorderende, die Zellen A und C (nach der Nomenklatur Kofoids) liegen also seitlich rechts und links. Von der Zelle D trennt sich bald der sogenannte erste Somatoblast 2d, der später in 4d die Stammzelle des Mesoderms liefert, die also genau so entsteht, wie bei den Mollusken und Polycladen. Übrigens ist die relative Größe der einzelnen Furchungszellen nicht bei allen untersuchten Arten die gleiche. So sind z. B. die beiden ersten Furchungszellen von Arenicola verschieden groß, bei Lepidonotus, Podarke und Polygordius dagegen gleich groß; ebenso zeigen hier auch noch im Vierzellenstadium alle Zellen die gleiche Größe. Nach der Vierteilung folgen abwechselnd dexiotrope und laeotrope Teilungen aufeinander. Es bilden sich wieder drei Ektodermquartette. Vier Abkömmlinge des ersten Quartettes enthalten das Hauptmaterial für die Anlage des präoralen Wimperkranzes; sie wurden von E. B. Wilson einfach als Trochoblasten, von Mead als primäre Trochoblasten bezeichnet. So ist also die Anlage des Velums schon auf das Stadium von 16 Zellen zurückzuführen. Damit vergleiche man die Angaben Blochmanns, der bei Neritina schon im ungefurchten Ei genau die Stelle angeben konnte, welche die zur Bildung des Velums notwendige „organbildende Substanz" enthält. — Von der dann weiter entstehenden, bereits erwähnten Zelle 4d sollen nach Wilson und Conklin bei den von ihnen untersuchten Formen zum Unterschiede von den meisten Mollusken noch

einige kleine Zellen den Ursprung nehmen, die als „Enteroblasten" Anteil an der Bildung des Darmes nehmen sollen; im übrigen aber liefert diese Zelle das Rumpfmesoderm (primäre Mesoderm), also die Mesodermstreifen, an deren Hinterende sie noch lange als sogenannte Teloblasten nachweisbar bleiben. Bei Arenicola dagegen scheint nach Child die Zelle 4d lediglich Stammzelle des Mesoderms zu sein. Im Stadium von 64 Zellen sind bei Arenicola 56 Ektodermzellen oder Ektomeren vorhanden, von denen 32 dem ersten, 16 dem zweiten und 8 dem dritten Ektodermquartette entstammen; von den übrigen acht Zellen sind, wie in dem korrespondierenden Stadium von Planorbis, sieben Entomeren und eine ist die Stammzelle des Mesoderms (4d). Auch bei den Anneliden bildet sich, ähnlich wie bei den Mollusken, ein sogenanntes aus Ektomeren aufgebautes „Kreuz", das indessen von dem der letzteren in seiner organgenetischen Bedeutung etwas abweicht. Aus gewissen Zellen dieses Kreuzes (den Neuroblasten Childs) bildet sich die Anlage des oberen Schlundganglion. — Gewisse Zellen des dritten Quartettes bilden bei Arenicola die Mundeinstülpung (Stomatoblasten), während bei anderen Formen Zellen des zweiten Quartettes an der Bildung des Munddarmes beteiligt sein sollen. Ohne weiter ins Detail der Ergebnisse, zu denen die neueren Untersuchungen über Annelidenentwicklung geführt haben, einzutreten, mag also nur darauf aufmerksam gemacht werden, daß ebenso wie bei den Mollusken schon sehr früh, jedenfalls schon vor vollendeter, ja meist schon bei beginnender Gastrulation eine ganze Reihe von Organanlagen zur Differenzierung gelangt ist. Es haben sich aus dem Keimganzen gewisse Zellen sozusagen emanzipiert, um zu den Urzellen bestimmter Organe zu werden[1]).

[1]) Aus der neuesten Zeit liegt noch eine kurze vorläufige Mitteilung W. Schleips über „Die Furchung des Eies von Clepsine und ihre Beziehungen zur Furchung des Polychaeteneies" (Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. B., Bd. 20, 1913) vor. Aus ihr geht hervor, daß auch bei den mit den Polychaeten nahe verwandten Hirudineen die Furchung eine streng determinierte ist, ein Schluß, der bis zu einem gewissen Grade schon aus den älteren Untersuchungen C. O. Whitmans über die Entwicklung von Clepsine (Quart. Journ. of micr. Science, Vol. 18, 1878) abgeleitet werden konnte. Nach Schleip stellt die Zelle 3 D bei Clepsine die „Urmesodermzelle" (würde wohl besser die „Stammzelle" des Mesoderms [vgl. oben] heißen) vor. So hat also der D-Quadrant schon frühzeitig „alle Entodermanlagen verloren". Dazu bemerkt Schleip: „Das ist der wesentliche Unterschied in der Furchung von Clepsine und den Polychaeten."

Zum Schlusse erwähne ich noch einige Beispiele von determinierter Entwicklung bei Crustaceen[1]). Wie schon angeführt, war Grobben der Erste, der uns hier mit einer solchen Entwicklungsweise bekannt gemacht hat (Moina und Cetochilus 1879 und 1882). Seitdem sind noch mehrere andere Fälle bekannt geworden. Ich erwähne vor allem die Untersuchungen von Bigelow über Lepas anatifera (1896—1902), sodann die schönen Arbeiten V. Haeckers über die Furchung und Keimblätterbildung der Cyclopiden, vor allem von Cyclops brevicornis (1892—1897) und die wertvollen Mitteilungen E. Taubes über die erste Entwicklung der Ephausiden (1909). Außerdem lassen, wie Heider sagt, die Untersuchungen über die Entwicklung der parasitischen Copepoden, welche Schimkewitsch, Pedaschenko und Mc Clendon ausgeführt haben, vermuten, daß bei diesen der Entwicklungsmodus ein ähnlicher sei wie der, den Grobben und Haecker für freilebende gefunden haben, und ebenso erinnern die Ergebnisse Brooks über die Entwicklung von Lucifer an diejenigen von Taube über Ephausia. In allen diesen Fällen ist die Zahl der Zellen in den ersten Stadien der Entwicklung bis zur Bildung der Blastula und dann weiter bis zur Versenkung oder Überwachsung des Entodermzellenfeldes und der Verlagerung der Mesodermanlage eine geringe. In demselben Maße aber, in welchem die Zahl der Zellen zu- und ihre Größe abnimmt, wächst auch die Schwierigkeit, ihre prospektive Bedeutung festzustellen. Das gibt uns aber selbstverständlich kein Recht, zu sagen, die prospektive Bedeutung sei eine andere geworden.

Hinsichtlich des Details der ersten Entwicklung der genannten Formen will ich mich wieder möglichst kurz halten. Bei Lepas ist nach Bigelow die Furchung eine totale, inäquale und führt zur Bildung einer epibolischen Gastrula. Sie erinnert, was von einiger Wichtigkeit ist, in gewisser Hinsicht an die Furchung der Anneliden; schon im Vierzellenstadium ist die Bedeutung der Furchungszellen eine verschiedene, indem nur eine von ihnen die Urentodermzelle und ebenso auch die Stammzelle des Mesoderms, welch beide anfangs in einfacher Zahl vorhanden sind, hervorgehen läßt; die anderen drei Zellen des Vierzellenstadiums lassen außer Ektoderm nur noch sekundäres oder sogenanntes larvales Mesoderm (Mesenchym oder

[1]) Daß sich schon in einigen Arbeiten van Benedens Andeutungen hinsichtlich einer Determinierung der Entwicklung finden, wurde im I. Kapitel erwähnt.

Ektomesoderm) entstehen. Schon im Stadium von 30 Zellen ist eine vollkommene Scheidung der Anlagen des primären Ektoderms, Entoderms und Mesoderms eingetreten. Im darauffolgenden Stadium erfolgt dann die Bildung des sekundären Mesoderms durch differentielle Teilung der vier Zellen des primären Ektoderms. Auch bei Cyclops brevicornis sind nach Haecker schon in einem der Gastrulation vorausgehenden Stadium die Anlagen von Ektoderm und Entoderm vollkommen scharf voneinander getrennt; dazu kommt noch eine große, am hinteren Rande der Entodermzellenfeldes gelegene „Keimbahnzelle" oder „Stammzelle", die später die beiden Urkeim- oder Urgenitalzellen hervorgehen läßt und offenbar den Urmesodermzellen von Cetochilus (Grobben) entspricht. Bekanntlich konnte Haecker bei Cyclops die „Keimbahnzellen" vom Beginn der Furchung bis zur vollendeten Gastrulation verfolgen. — Endlich gebe ich noch ein paar genauere Daten aus der obenerwähnten, vor wenigen Jahren erschienenen Arbeit Taubes über die Entwicklung von Ephausia. Bei diesem Schizopoden läßt das Ei schon im Stadium von 32 Zellen eine deutliche Differenz der Furchungszellen erkennen, indem sich am vegetativen Pol zwei durch ihre Größe und ihren Körnchenreichtum ausgezeichnete Zellen bemerkbar machen; diese beiden Zellen liefern bei der weiteren Entwicklung das Entoderm; sie rücken schon im nächsten Stadium in die Tiefe und werden dann von acht, durch ihre Größe von den typischen Ektodermzellen verschiedenen Elementen, die Taube als „Kranzzellen" bezeichnet, umgeben. Die Kranzzellen erfahren alsbald eine differentielle Teilung, wobei die beiden hintersten die beiden „Urmesenchymzellen" (Taube) liefern, die die „Anlagen der großen Muskeln liefern, welche beim Nauplius vom Rücken zu den Extremitäten hinziehen". Die aus der Teilung der sechs anderen Kranzzellen hervorgehenden Elemente ordnen sich zum Teil dem Ektoderm ein, zum Teil werden sie zu Zellen, die Taube dem Entoderm zurechnet; vielleicht darf man sie mit den Stomatoblasten vergleichen, die auch sonst oft beobachtet werden.

Wie gesagt, beziehen sich alle bisher besprochenen Fälle auf Formen mit streng determinierter Entwicklung. Um so interessanter ist es, daß es Fälle gibt, die zeigen, daß auch bei nicht determinierter Entwicklung schon frühzeitig die morphologische und funktionelle Bedeutung bestimmter Furchungszellen in gewisser Weise festgelegt sein kann,

und daß also die lange Zeit und von manchen Forschern auch heute noch vertretene Meinung, daß die Furchungszellen ursprünglich gleichwertig seien, und daß ihre physiologische Bedeutung erst später durch ihre Lage im Keimganzen und ihre Beziehungen zu ihrer Umgebung bestimmt werde, entschieden von der Hand gewiesen werden muß. Während also im solchen Fällen die Furchung im allgemeinen nicht determiniert ist oder wenigstens nicht determiniert zu sein scheint, machen einzelne Zellen davon eine Ausnahme. Das eklatanteste Beispiel dieser Art dürfte die Bildung sogenannter Vitellophagen bei verschiedenen Arthropoden sein. Bekanntlich zeichnet sich die Mehrzahl der Arthropoden durch zentrolecithale Eier mit superfizieller Furchung aus. Man weiß nun, daß bei den meisten Insekten nicht alle sogenannten „Furchungszellen" — die eigentlich mehr die Bedeutung von Energiden im Sinne Sachs', als von Zellen im strengen Sinne des Wortes haben, — an der Bildung des Blastoderms teilnehmen, sondern daß einige von ihnen im Innern des Dotters liegen bleiben und die Aufgabe haben, den Nahrungsdotter zu verdauen und zu assimilieren oder wenigstens in einen assimilierbaren Zustand überzuführen. Deshalb hat man eben diesen Zellen den Namen Vitellophagen gegeben. — Auch bei discoidaler, gleichfalls nicht determinierter Furchung kommt ähnliches zur Beobachtung. So hat Brauer (1894) mitgeteilt, daß bei Euscorpius carpathicus schon frühzeitig aus der kleinen Keimscheibe einzelne Zellen in den Dotter treten, die die Bedeutung von „Dotterzellen" oder Vitellophagen besitzen. Auch die Genitalzellen und das Entoderm treten schon frühzeitig in die Erscheinung, und so stehen wir hier einer Form gegenüber, die in gewissem Sinne einen Übergang von determinierter zu nicht determinierter Entwicklung bildet. Nebenbei bemerkt, breitet sich bei den Scorpioniden die Anlage des Mitteldarmepithels flächenhaft aus; es nimmt also das Entoderm, das sonst bei den Crustaceen mit determinierter Entwicklung oft nur aus ein paar Zellen besteht, die Form eines Blattes (Keimblattes) an, was als Anpassungserscheinung an die Dotterverhältnisse betrachtet werden muß.

Als ein Beispiel endlich für die Bildung von Vitellophagen bei gleichzeitiger, früh auftretender Differenzierung bestimmter Organanlagen führe ich zum Schlusse noch die Isopoden an, über deren Entwicklung eine Reihe vorzüglicher Arbeiten von Mc Murrich

(1892—1895) vorliegt. Schon in einem Stadium von 16 Zellen kann man bei einer Jaera marina zwei Vitellophagen, sechs Mesodermzellen und acht Ektodermzellen unterscheiden, und im Stadium von 64 Zellen ist die Differenzierung so weit fortgeschritten, daß das Mesoderm sich bereits in Mesoderm, gewöhnliches Entoderm und Leberentoderm (liver-entoderm) zu sondern begonnen hat. Dieses Stadium von 64 Zellen geht aber der Gastrulation oder einer dieser vergleichbaren Entwicklungsform voraus.

Das Gesagte dürfte wohl genügen, um zu zeigen, wie widersinnig es ist, die Gastrulation als einen Differenzierungsvorgang zu definieren. Wer heute noch sagt, das Entoderm differenziere sich erst durch, bei oder während der Gastrulation, zeigt, daß der ungeheuere Fortschritt, den die gesamte Wissenschaft von der Entwicklung der Organismen durch die Cell-lineage-Forschung, deren Geburtsjahr das Jahr 1879 ist, gemacht hat, spurlos an ihm vorübergegangen ist. Erstaunt fragt man sich, wie gerade Keibel, der nie ein Verständnis oder Interesse für die Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen an den Tag gelegt hat, dazu kommt, uns — van Beneden und mich — „reine Wirbeltierzoologen" zu nennen.

Die Cell-lineage-Forschung hat allmählich, Schritt für Schritt, *an die Stelle der Keimblättertheorie die Anlagenlehre oder die Lehre von den Urzellen (Rabl) oder Protoblasten (Wilson) gesetzt.* Unter gewissen Bedingungen können allerdings, wie wir gesehen haben, die Anlagen die Form von Blättern oder Membranen annehmen, aber ein solches Verhalten ist stets von sekundärer Bedeutung. Übrigens ist auch fast immer nur der Anlagenkomplex oder Komplex von Urzellen, den wir als Ektoderm bezeichnen, blattförmig. Er setzt sich wieder aus den Urzellen der Epidermis, des Nervensystems, des larvalen Mesoderms usw. zusammen. Entoderm und Mesoderm dagegen besitzen in den einfacheren und einfachsten Fällen anfangs nie die Form von Blättern, sondern bestehen in der ersten Anlage nur aus einer einzigen oder einigen wenigen Zellen (den Urzellen des Entoderms und Mesoderms). So schwer es manchem fallen mag, sich von den alten, lieb gewordenen Anschauungen loszureißen, so bleibt ihm doch keine andere Wahl, als sich entweder dazu zu entschließen oder rückständig zu werden. Von den durch die Cell-lineage-Forschung gewonnenen Ge-

sichtspunkten aus wird es uns auch nicht wundernehmen können, wenn eine Organanlage einmal aus dem einen, ein anderes Mal aus einem anderen „Keimblatt" den Ursprung nimmt, wenn also z. B. bei den Chaetognathen[1]) die Urgenitalzellen aus dem Entoderm hervorgehen und bei den Mollusken aus dem Mesoderm, während sie bei den Nematoden weder dem einen noch dem anderen der beiden Keimblätter zugerechnet werden können. Die Hauptsache ist eben nicht die Differenzierung von Keimblättern, sondern die Differenzierung von Urzellen.

Bevor ich nun auf die Anwendung des Gesagten auf die Entwicklung der Wirbeltiere und damit auf die Frage nach der Berechtigung der von van Beneden und mir aufgestellten Theorie der Gastrulation der Amnioten und speziell der Säugetiere eingehe, will ich noch in Kürze zwei Fragen von großer prinzipieller Bedeutung berühren: Die erste betrifft die Unterscheidung der verschiedenen Furchungstypen mit Rücksicht auf die Achsenverhältnisse des Keimes oder, wie man auch sagen kann, die Promorphologie der Furchung; die zweite die Frage nach den Beziehungen der determinierten und nicht determinierten Furchung zueinander. Die Erörterung dieser zweiten Frage wird uns unmittelbar zu dem Thema der Gastrulation der Chordonier im allgemeinen und der Amnioten im besonderen führen.

Die ersten Anfänge einer promorphologischen Betrachtungsweise der Furchung gehen auf Rauber (1883) zurück; methodisch durchgeführt hat aber diesen Gedanken erst E. B. Wilson in seiner schon erwähnten Arbeit über die „Cell-lineage" von Nereis aus dem Jahre 1892. Er unterschied drei Furchungstypen: den „radial, spiral and bilateral type of cleavage". Als Beispiel für den radiären Typus zitiert er die Furchung von Amphioxus, Echinus, Synapta, Antedon und Sycandra; Beispiele für den spiraligen Typus stellen die Gastropoden, Anneliden und Polycladen dar; Beispiele für den bilateralen endlich die Ascidien und Cephalopoden. Ohne im einzelnen auf die Auseinandersetzungen Wilsons einzugehen, hebe ich nur die Schlußsätze seiner Betrachtungen hervor; sie lauten: „To sum up, I conclude that the spiral form of cleavage is owing to a precocious appearance of the alternation of the cells, which, in its turn, is a result

[1]) Bekanntlich (vgl. Bütschli, O. Hertwig usw.) liegen bei Sagitta die Urkeimzellen anfangs im primären Entoderm und gelangen später, bei der Sonderung des Mesoderms, ins Coelomepithel.

of mutual pressure. The „true radial" type differs from the spiral only in the fact that the alternation appears at a later period; in other words, the cleavage longer adheres to the primary type. The primary type owes its characteristics to the form of the ovum, in accordance with the general laws of cell-division. Thus the characteristics of the spiral period are, in their broadest outlines, the result of mechanical conditions which have no relation to the adult structure.

What then is the origin of bilateral forms of cleavage? It appears to me, that they must be the result of a throwing back or reflection of the adult bilaterality upon the early stages. In some cases this influence has extended to the very beginning, as in the cephalopod or in the ascidian, or even to the unsegmented ovum itself, as in some insects or other forms. In some cases, of which Nereis is a beautiful example, it has not extended so far; the early stages are still dominated by the mechanical conditions peculiar to them, and the bilateral form only appears when these conditions have been in a measure overcome" (S. 453/454).

Sehr eingehend hat sich über diese Frage Conklin in seiner Arbeit über Crepidula (1897) geäußert. Er läßt nur zwei Grundtypen der Furchung gelten: den Radiärtypus (radial type) und den Bilateraltypus (bilateral type). Beim ersteren unterscheidet er wieder zwei Unterarten: die „orthoradial cleavage", die Wilson als „purely or truly radial form of cleavage" bezeichnete, und die „spiral cleavage". Er hält also die Spiralfurchung für eine Unterart der radiären. Damit wendet er sich gegen Wilson; er sagt: „Spiral cleavage ... belongs entirely to the radial type and should not be classified as coordinate with either the radial or bilateral types" (S. 177). Mit Recht betont er die außerordentliche Seltenheit einer wirklich rein radiären Furchung. In der Tat existiert sie vielleicht nur im Schema, nicht in der Wirklichkeit, und in vielen Fällen, in denen man ursprünglich eine rein radiäre Furchung vor sich zu haben glaubte, hat sich dies später als ein Irrtum herausgestellt. So hat schon vor mehr als 30 Jahren Rauber überzeugend nachgewiesen, daß die üblichen Schemata der Froschfurchung (man denke nur an die Modelle A. Eckers) der Wirklichkeit nicht entsprechen, und ebenso hat sich erst kürzlich durch die schönen Untersuchungen Cerfontaines gezeigt, daß die Furchung des Amphioxus, die auch jetzt noch oft als Paradigma einer rein radiären Furchung hingestellt wird, eigentlich eine streng bilateral-symmetrische Furchung ist. Schon Wilson

hat bald nach der Veröffentlichung seiner obenerwähnten Arbeit über die Cell-lineage von Nereis gezeigt, daß die Furchung beim Amphioxus normalerweise in den frühesten Stadien bilateral oder spiralig oder radiär sein kann, daß sie aber dabei eine deutliche Tendenz zur bilateralen Symmetrie in fast allen Furchungsformen zeigt (1893). Freilich kann man, wie die Dinge heute liegen, das Vorkommen einer rein radiären Furchung nicht mit Sicherheit in Abrede stellen; die Möglichkeit aber, daß alle radiäre Furchung im Grunde genommen eine bilateral-symmetrische ist, kann nicht von der Hand gewiesen werden. Ich werde gleich noch darauf zurückkommen. — Wie gesagt, ist nach Conklin die Spiralfurchung nur als eine Unterart der Radiärfurchung zu betrachten. Der Ausdruck Spiralfurchung ist übrigens, wie auch Conklin hervorhebt, keineswegs allgemein akzeptiert; so gebrauchte Lillie dafür den Ausdruck „oblique cleavage" und Kofoid den Ausdruck „alternating cleavage". In der Tat verlaufen die Furchungsteilungen nicht in Spiralen, sondern in Zickzacklnien, indem abwechselnd dexiotrope und laeotrope Teilungen aufeinander folgen[1]). Man würde also die Furchung mit viel mehr Recht als Zickzackfurchung bezeichnen können. — Was den Übergang der Spiralfurchung in die bilateral-symmetrische betrifft, so hatte schon Wilson gesagt, daß die bilateralen Furchungstypen in die Erscheinung treten, sobald das embryonale Material gleichmäßig um die spätere Medianebene verteilt werde. Eingehender hat sich Conklin darüber ausgesprochen. Bei den Gastropoden beginne die bilateral-symmetrische Furchung am Hinterende des Eies. Conklin betont im Anschlusse hieran das teloblastische Wachstum aller Keimblätter am Hinterende des Embryos, wodurch der größte Teil des Körpers des erwachsenen Tieres gebildet werde. Die primitive radiäre Symmetrie werde nach Conklin von den vorderen Quadranten noch lange beibehalten, nachdem sie bei den hinteren und ihren Derivaten schon längst geschwunden sei. Daraus müsse man, wie Conklin meint, schließen, daß die bilaterale Symmetrie zuerst in solchen Prozessen in die Erscheinung trete, die zur Bildung des Rumpfes und zur Verlängerung des künftigen Tieres führen, während die primitive radiäre Symmetrie der vorderen Quadranten, die so sehr viel länger erhalten bleibe, mit der Tatsache im Zusammenhang stehe, daß diese Quadranten hauptsächlich Larvenorganen den Ur-

[1]) Die Ausdrücke: dexiotrop und laeotrop stammen von Lillie (1895).

sprung geben, von denen die meisten mehr oder weniger deutliche Spuren von radiärer Symmetrie tragen. Auch die Form der Blastomeren bei den verschiedenen Furchungstypen müsse, wie Conklin sagt, berücksichtigt werden. Bei der orthoradialen Furchung bewahren die einzelnen Blastomeren mehr rundliche Formen, sie pressen sich nicht aneinander und behalten, wohl im Zusammenhang damit, auch in funktioneller Hinsicht eine größere Selbständigkeit. Anders sei es bei der Spiralfurchung; hier drängen und pressen sich die Zellen dicht aneinander. „This form of cleavage alone fullfills the conditions of minimal contact surfaces, and considered from the purely physical standpoint, it is a wonder that it should ever fail to occur. Spiral cleavages, then, in general, are certainly due to the general physical phenomenon of surface tension." Hier trifft also die Erklärung Conklins mit der Wilsons zusammen. Dagegen schätzt er die Bedeutung der „intrinsic causes or factors" der Furchung, wie mir scheint, viel höher ein als Wilson. Er sagt: „The loose character of the aggregate of blastomeres in Amphioxus, the compact form of cleavage with its definite spirals in the annelid or mollusk, the bilateral arrangement of the blastomeres in the ascidian, all are ultimately due to the same thing, viz., the structure of the germinal protoplasm. These peculiarities could not be produced by extrinsic formes, they must come from within; and if I understand the word at all, this is just what distinguishes heredity". (S. 189).

Bevor ich nun meinen eigenen Standpunkt in dieser Frage mitteile, bemerke ich, daß Heider im allgemeinen Teil über die Furchung außer den drei bereits von Wilson unterschiedenen Furchungstypen (Radiär-, Spiral- und Bilateraltypus) noch einen disymmetrischen unterschieden hat. Die Berechtigung einer solchen Unterscheidung läßt sich nicht von der Hand weisen. Der Typus kommt den Ctenophoren zu, bei denen die erste Furche der „Magen- oder Medianebene", die zweite der „Tentakel- oder Trichterebene" entspricht. Es enthält also jede der vier ersten Blastomeren die Anlage eines späteren Körperquadranten.

Wie erwähnt, war van Beneden durch seine Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Eies von Ascaris, ganz besonders aber durch seine Untersuchungen über die Furchung des Ascidieneies auf den Gedanken geführt worden, daß das Ei ein bilateral-symmetrischer Organismus sei. Diesen Gedanken verallgemeinerte er sofort dahin, daß er jeder Zelle des

Körpers bilaterale Symmetrie zuschrieb, und daß er die bilaterale Symmetrie der erwachsenen Tiere mit der bilateralen Symmetrie der Zelle in kausale Beziehung brachte. Darüber, welcher Art diese Beziehung sei oder sein könne, hat er sich nie geäußert; wie so häufig, begnügte er sich auch hier damit, einen Gedanken auszusprechen, ohne ihn weiter zu verfolgen. — Im Jahre 1889 machte ich dann auf der Anatomenversammlung in Berlin, der auch van Beneden beiwohnte, in einem Vortrage über die Prinzipien der Histologie den Versuch, den Gedanken der Polarität (dieser Ausdruck wurde, wie oben erwähnt, von van Beneden zuerst im Jahre 1884 gebraucht), genauer durchzuführen und zu zeigen, daß die Differenzierung einer jeden Zelle durch ihre Achsenverhältnisse bestimmt werde. Die Art, wie diese Differenzierung erfolgt, ließ den Schluß zu, daß jeder Zelle ein festes architektonisches Gefüge zugrunde liegt, oder mit anderen Worten, daß sie nicht bloß in chemischem, sondern auch in physikalischem oder morphologischem Sinne eine bestimmte Struktur besitzt. Meine Ausführungen fanden damals, wie es schien, viel Beifall; aber eine nachhaltige Wirkung hatten sie nicht. Einer solchen stand die geistige Trägheit, die den großen Fortschritten, die die Zellenlehre in der Mitte der achtziger Jahre gemacht, gefolgt war, hinderlich im Wege. Erst vor ungefähr 10 Jahren fing man an, davon allgemeiner Notiz zu nehmen, und heute gibt es sogar schon einige Lehrbücher der Histologie, die dem Unterschied zwischen freier und basaler Seite einer Zelle eine tiefere histogenetische Bedeutung beimessen. Mich selbst hat dieser Mangel an Erfolg, um nicht zu sagen, dieser Mißerfolg, so wenig erfreulich er war, nicht irregemacht: der Beifall van Benedens allein entschädigte mich hundertfach für die Indolenz der Viel-zu-vielen. Im Jahre 1901 nahm ich dann den Gegenstand wieder auf, indem ich im allgemeinen Teile meiner Monographie über die Linse die Beziehungen der Nebenachsen einer Zelle zur Hauptachse bei der Differenzierung der Gewebe eingehender, als dies früher geschehen war, in den Kreis der Betrachtungen zog. Nachdem es mir schon früher gelungen war, die genetischen Beziehungen der Myofibrillen zum Achsensystem der Myoblasten klarzustellen, gelang es später Held, die wichtige Rolle dieser Beziehungen bei der Bildung der Neurofibrillen in den Neuroblasten nachzuweisen. Dieser Nachweis brachte eine volle Bestätigung meiner Anschauungen und zeigte, daß es nur der nötigen Aufmerksamkeit bedarf,

um zu allgemein wichtigen histogenetischen Resultaten zu gelangen. Alles, was bisher erreicht wurde, weist mit Bestimmtheit darauf hin, daß van Benedens Grundgedanke richtig ist. Äußere Ursachen, „extrinsic causes", um mit Conklin zu sprechen, können zweifellos geringfügige Veränderungen am Gefüge der Zelle, Modifikationen ihres inneren Baues, hervorrufen, sie können eine Verschiebung der Achsenverhältnisse zur Folge haben und mehr oder weniger unregelmäßige Zellformen erzeugen; aber essentielle Veränderungen werden sie nicht bewirken können, ohne pathologische Verhältnisse zu schaffen oder aber die Zelle vollständig zu zerstören. Gerade so, wie es nach der Unterscheidung der Mineralogen „ideale" und „verzerrte" Krystalle gibt, Krystalle mit durchaus normalen Achsenverhältnissen und solche, die in der Richtung der einen oder anderen Achse verkürzt oder verlängert sind, so gibt es auch unter den Zellen viele, die den idealen Achsenverhältnissen nicht entsprechen. Solche Fälle dürfen uns aber nicht verleiten, jede Gesetzmäßigkeit zu leugnen. Wer an Betrachtungen und Erwägungen solcher Art keinen Gefallen findet, wer sie für zu phantasievoll hält, der mag die folgenden Seiten überschlagen und die Lektüre dort wieder aufnehmen, wo von dem Verhältnis zwischen determinierter und nicht determinierter Furchung die Rede ist. —

Ich nehme meine Betrachtungen dort wieder auf, wo ich sie in meiner Monographie über die Linse liegen gelassen habe. Ich habe damals zu zeigen versucht, daß man die Zelle auf eine stereometrische Grundform zurückführen kann, wie sie in umstehender Fig. 5a wiedergegeben ist. Diese Grundform stellt eine Doppelpyramide dar, die man sich aus zwei Einzelpyramiden von ungleicher Höhe und gleicher Basis zusammengesetzt denken kann. Die Doppelpyramide hat also eine heteropole Hauptachse. Als Basis habe ich einen Rhombus angenommen (b); die aufeinander senkrechtstehenden Diagonalen des Rhombus sollen die Nebenachsen der Doppelpyramide darstellen; sie stehen aufeinander und auf der Hauptachse senkrecht. Eine solche Form ist disymmetrisch, sie besitzt zwei Symmetrieebenen, durch die sie in je zwei spiegelbildlich gleiche Hälften zerlegt werden kann. Diese Grundform der Zelle ist dieselbe, die auch dem Organismus der Rippenquallen zugrunde liegt; und nun ersehen wir aus den Beobachtungen H. E. Zieglers an Beroë und den von K. Heider mitgeteilten, noch nicht publizierten Untersuchungen Hatscheks an Pleurobrachia, daß die gleiche Form auch

in alle Furchungsstadien, ja in alle Entwicklungsstadien der Ctenophoren bis zur Erreichung des fertigen Zustandes hineingelegt werden kann.

Ich nehme nun an, daß nicht bloß der Eizelle, sondern auch jedem Furchungsstadium, ja jedem ferneren Entwicklungsstadium der Ctenophoren die gleiche disymmetrische Form einer heteropolen Doppelpyramide mit rhombischer Basis zugrunde liege. Ein Schema

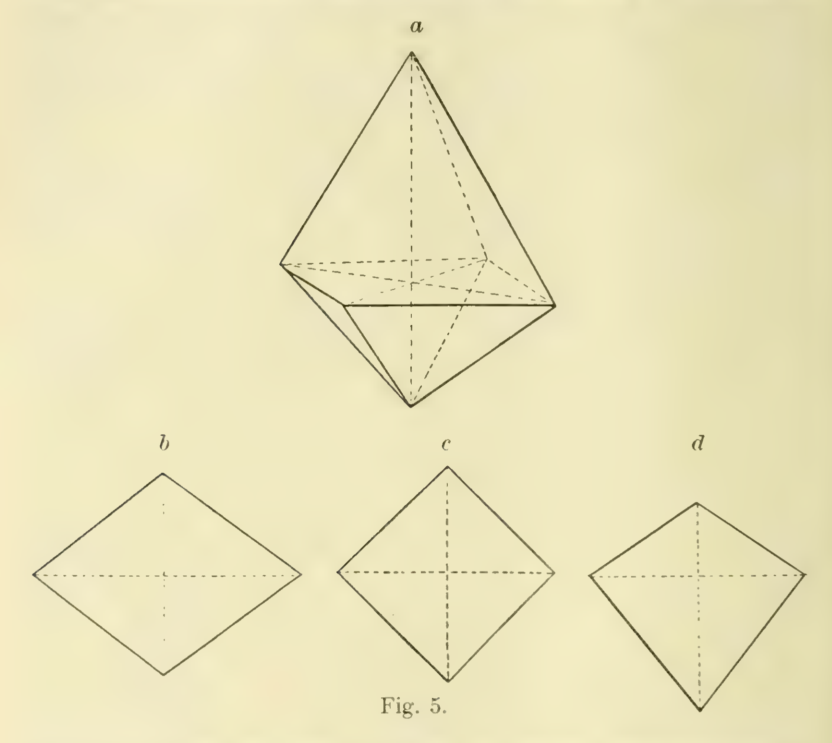


Fig. 5.

eines disymmetrischen Eies im Achtzellenstadium der Entwicklung, vom animalen Pol gesehen, habe ich in Textfig. 6a wiedergegeben. Es zeigt bereits vier Quadranten nach Art einer Beroë oder Pleurobrachia. — Es sind nun nur geringfügige Änderungen der angenommenen Grundform der Eizelle notwendig, um zu anderen Formen zu führen. Denken wir uns zunächst, wir hätten es mit einer heteropolen Doppelpyramide zu tun, bei der die gemeinsame Grundfläche der beiden Einzelpyramiden kein Rhombus, sondern ein Quadrat wäre (Textfig. 5c). — Eine solche Grundform würde eine heteropole Hauptachse und zwei aufeinander senkrecht stehende gleichpolige

und gleichwertige Nebenachsen unterscheiden lassen; sie würde sich von der früheren Form nur durch die Gleichwertigkeit der Nebenachsen unterscheiden. Es ist klar, daß eine solche Form in jeden Organismus mit heteropoler Hauptachse und radiärer Grundform, d. h. in jeden sogenannten radiär gebauten Organismus hineingelegt werden könnte. Ebenso könnte man nach dem für die Ctenophoren gültigen Satz erwarten, daß auch jedes Entwicklungsstadium eines solchen Tieres die gleiche stereometrische Grundform wieder erkennen ließe. Ich habe in Textfig. 6b wieder ein Achtzellenstadium

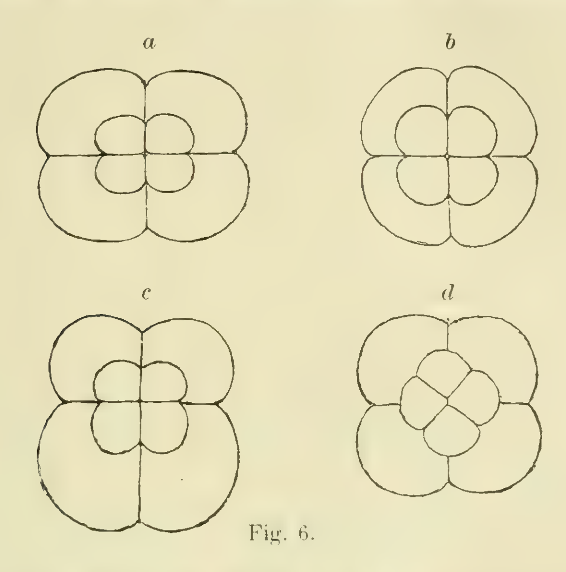


Fig. 6.

gezeichnet, und zwar ein solches, wie es z. B. Amphioxus (nach Hatscheks Darstellung), Echinus, Sycandra oder irgendeine andere Form mit vermeintlich oder angeblich typisch radiärer Furchung zeigt. Die Mikromeren liegen im Achtzellenstadium eines solchen Eies direkt über den Makromeren. Die zwei Symmetrieebenen, die man durch das Ei legen kann, sind nicht, wie bei den Ctenophoren, ungleichwertig, sondern gleichwertig. Indessen muß uns schon der Fall vom Amphioxus zur Vorsicht mahnen. Bekanntlich hat Cerfontaine in seiner Arbeit über die Entwicklung des Amphioxus gezeigt, daß schon das ungefurchte befruchtete Ei einen deutlich bilateralsymmetrischen Bau erkennen läßt, daß, mit anderen Worten, die durch ihre Farbe und ihren Körnchenreichtum charakterisierten Substanzen symmetrisch zu beiden Seiten einer einzigen Symmetrie-

ebene, die der Medianebene des erwachsenen Tieres entspricht, verteilt sind. Das Ei ist also nicht radiär-symmetrisch, wie man nach den früheren Darstellungen der Furchung hätte glauben können, sondern bilateral-symmetrisch gebaut. Und ebenso ist es jedes Furchungsstadium, ja jedes Entwicklungsstadium überhaupt. Diese bilaterale Symmetrie gibt sich schon im Vierzellenstadium zu erkennen, indem ein deutlicher Größenunterschied zwischen den zwei vorderen antero-dorsalen und den zwei hinteren postero-ventralen Zellen bemerkbar ist. Dasselbe gilt auch für das Achtzellenstadium, das eine entfernte Ähnlichkeit mit dem in der Textfig. 6e dargestellten typisch bilateral-symmetrischen Achtzellenstadium erkennen läßt. Kurz, es läßt sich die Vermutung nicht von der Hand weisen, daß die vermeintliche Radiärfurchung in Wirklichkeit und im Grunde genommen eine bilaterale Furchung ist, und daß sie nur äußerlich eine radiäre Symmetrie zur Schau trägt, während die innere Struktur der Furchungszellen, wenn sie genau studiert wäre, den bilateral-symmetrischen Bau klar zutage treten lassen würde. Man bedenke nur, wie lange man z. B. die Actinien für streng radiär-symmetrische Tiere gehalten hat, während ein einziger Schnitt senkrecht auf die Hauptachse den Irrtum sofort hätte klarlegen müssen. Ich nehme also an, daß es vielleicht mit Ausnahme der Spongien (Sycandra), keine wirkliche Radiärfurchung gibt, daß vielmehr alle sogenannte Radiärfurchung Bilateralfurchung ist. Von dieser scheinbar radiären Furchung, die Conklin als orthoradial bezeichnete, leitet sich aber wohl sicher auf rein mechanische Art, wohl ähnlich wie Wilson und Conklin gemeint haben, die sogenannte Spiralfurchung ab, von der ich ein Achtzellenstadium in Fig. 5d zur Darstellung gebracht habe. Diese Spiralfurchung fällt in erster Linie dadurch auf, daß die Mikromeren des Achtzellenstadiums in den Furchen liegen, die die Makromeren zwischen sich lassen, daß sie also gegen diese mehr oder weniger stark verschoben sind. Demnach wäre auch die Spiralfurchung nur als eine Modifikation oder Unterart der Bilateralfurchung zu betrachten. Die Einwände, die man dagegen erheben kann, sind mir wohl bekannt, aber ich halte sie nicht für unwiderleglich. Das Wichtigste wird eine genaue Untersuchung über die Teilung der organbildenden Substanzen in den ersten Furchungsstadien sein.

Bei diesen Betrachtungen der promorphologischen Verhältnisse der Zelle bin ich von der Grundform a mit der Grundfläche b (Text-

fig. 5) ausgegangen. Wir haben gesehen, daß eine geringe Verschiebung in der inneren Struktur der Zelle genügt, um zu einer Form mit der Grundfläche c, also zu einer Form von radiärem Typus, zu führen. Eine etwas andersartige Verschiebung, nämlich eine einseitige Verschiebung in der Richtung einer der beiden Nebenachsen, kann zu einer Grundform mit deltoidischer Basis (Textfig. 5d) führen. Die Diagonalen des Deltoids stehen wie die des Rhombus (b) und des Quadrats (c) aufeinander und auf der Hauptachse senkrecht, aber infolge der einseitigen Verschiebung, die die innere Struktur erfahren hat, ist nur mehr die eine der beiden Diagonalen oder Nebenachsen homopol, die andere ist heteropol. Aus der disymmetrischen Grundform ist eine bilateral-symmetrische geworden. Diese Grundform soll, wie gesagt, nach van Beneden nicht bloß dem Ei und Spermatozoon, sondern auch jeder Gewebszelle eines bilateral-symmetrischen Tieres zugrunde liegen, und zugleich soll zwischen der Grundform des Eies und der Gewebszellen einerseits und der Grundform des erwachsenen Tieres andererseits ein freilich nicht näher bestimmter Kausalzusammenhang bestehen. In der Tat läßt sich diese Grundform in jedes Furchungs- und Entwicklungsstadium eines bilateral-symmetrischen Tieres ohne Schwierigkeit eintragen; man vergleiche nur das Bild des Deltoids (Textfig. 5d) mit dem typischen Bilde des Achtzellenstadiums einer Bilateralfurchung (Textfig. 6c). — Typische Bilateralfurchung, d. h. solche, bei welcher schon äußerlich an der Größe, Form, Lage und ev. auch an anderen Eigentümlichkeiten (Farbe, Körnchenreichtum usw.) der Furchungszellen die bilaterale Symmetrie unverkennbar ist, findet sich bekanntlich bei den Ascidien und Cephalopoden. Von der Ascidienfurchung wird später noch die Rede sein. Die von Watase und Vialleton genau untersuchte Cephalopodenfurchung (ich kenne aus eigener Erfahrung sowohl die Furchung von Sepia, als von Loligo) lasse ich außerhalb des Kreises meiner Darstellung, und zwar deshalb, weil die Beziehungen der Furchungszellen zur Organbildung bisher leider noch nicht bekannt sind. Was das reife, befruchtete Ei der Ascidien betrifft, für das van Beneden aus seinen Untersuchungen über die Furchung eine bilaterale Symmetrie erschloß, so wurde diese vor wenigen Jahren von Conklin am Ei von Cynthia direkt nachgewiesen. Daß dieses Ei eine bilateral-symmetrische Struktur besitzt, steht also heute ganz außer Frage. Nun weist alles, was

wir über Zellteilung wissen, darauf hin, daß die Tochterzellen dieselbe Struktur, dieselbe Organisation, dasselbe architektonische Gefüge des Protoplasmas und des Kerns besitzen wie die Mutterzellen. Mögen auch gewisse Substanzen (seien es nun Plasmaprodukte, wie die Pigmentkörnchen und Pigmentkrystalle, oder wesentlichere und für die Entwicklung wichtigere, ja geradezu unentbehrliche Bestandteile des Plasmas — vor allem sogenannte organbildende Substanzen —) bei der Teilung ungleich auf die Tochterzellen verteilt werden, wie wir dies in der Tat oft genug beobachten, die eigentliche innere Struktur des Protoplasmas und der Zelle überhaupt bleibt davon unberührt; sie bleibt bei der Teilung erhalten und geht unverändert von Zelle auf Zelle über. Über die qualitativ ungleiche Teilung des Protoplasmas während der Entwicklung, vor allem über die ungleiche Verteilung der organbildenden Substanzen auf die Tochterzellen bei gleichzeitiger Erhaltung der inneren Struktur, habe ich mich in meiner Abhandlung über organbildende Substanzen und ihre Bedeutung für die Vererbung (1906) eingehend ausgesprochen. Sind aber diese Erwägungen richtig, so werden wir nicht umhin können, nicht bloß der Eizelle, sondern auch allen ihren Abkömmlingen, wie dies van Beneden getan hat, bilateral-symmetrische Struktur zuzuschreiben.

Nun will ich noch etwas weitergehen. Wir wissen, daß die Furchungszellen gewisse Wandlungen erfahren. So wissen wir, daß die beiden ersten Furchungszellen, unmittelbar nachdem sie aus der Teilung hervorgegangen sind, einander nur in ganz geringer Ausdehnung berühren, daß sie sich aber alsbald fester aneinanderdrängen, so daß die Furche zwischen ihnen mehr und mehr verschwindet. Zwischen ihnen tritt dabei ein meniscoidaler oder bikonvexer, mit heller Flüssigkeit erfüllter Raum auf[1]). Aber auch im Innern gehen Veränderungen vor sich. Wir wissen, daß die zweite Teilungsachse senkrecht auf der ersten steht, was darauf hinweist, daß die Bestandteile der Zellen zwischen dem Ende der ersten und dem Anfange der zweiten Teilung eine Drehung von 90° erfahren. Ganz dasselbe gilt aber auch für die folgenden Teilungen. Die Anfangsstellung der beiden ersten Furchungszellen und ebenso

[1]) Dieser Raum wurde zuerst von mir im Jahre 1879 beschrieben und ist seither oft genauer untersucht worden; ähnliche Räume habe ich u. A. auch zwischen den Blastomeren des Tritoneies im Vierzellenstadium gesehen.

auch der folgenden ist also eine andere als die Endstellung. Ich will dies wieder schematisch zur Darstellung bringen. Es soll Textfig. 7 a das Ei (etwa eines Amphioxus oder Echinus) vom animalen Pol vor

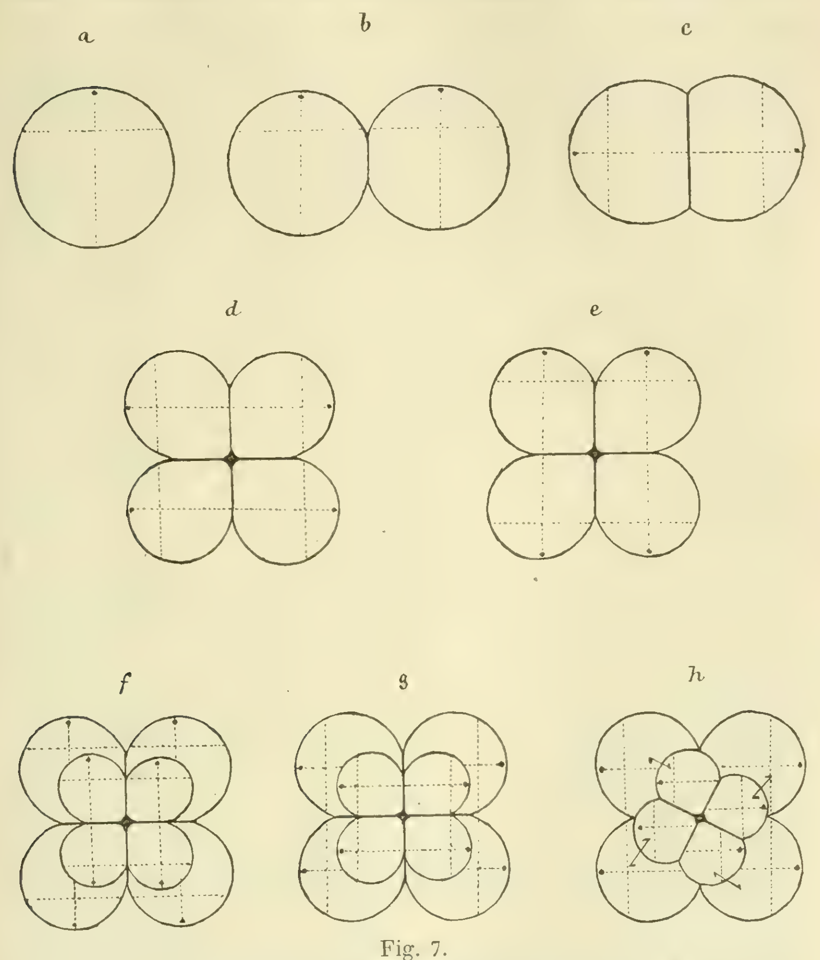


Fig. 7.

a Ungefurchtes Ei in Primärstellung, *b* Zweizellenstadium in Primärstellung, *c* Zweizellenstadium in Sekundärstellung, *d* Vierzellenstadium in Primärstellung, *e* Vierzellenstadium in Sekundärstellung, *f* Achtzellenstadium in Primärstellung, *g* Achtzellenstadium in Sekundärstellung, *h* Achtzellenstadium bei Spiralfurchung. Die Zellen sind zum Unterschied von *f*—*g* gleichzeitig mit der Teilung in die Sekundärstellung eingetreten.

Beginn der Furchung darstellen. Das ins Ei eingezeichnete Kreuz soll die beiden Nebenachsen, der Punkt am Ende der einen, und zwar der heteropolen Nebenachse, soll das eine Ende dieser Achse angeben. Unmittelbar nach vollzogener Teilung stehen die beiden

Furchungszellen so nebeneinander, wie es die Fig. b zeigt; sie stehen also mit ihren heteropolen Nebenachsen parallel zueinander und berühren sich nur in geringer Ausdehnung. Dann folgt die Drehung um 90°, infolge deren die beiden Zellen zueinander so zu stehen kommen, wie es die Fig. c zeigt; gleichzeitig haben sie sich gegeneinander abgeplattet. Die Stellung b will ich als Primärstellung, die Stellung c als Sekundärstellung bezeichnen. — Ich möchte daran nun eine Vermutung knüpfen. Die Experimente von O. Schultze am Frosch und von Herlitzka am Molch haben gezeigt, daß nur dann jede der beiden ersten Furchungszellen eine ganze Larve hervorgehen läßt, wenn sie verhindert wird, in die Sekundärstellung einzutreten. Die Experimente Schultzes setzen in einem Stadium ein, welches der Primärstellung der beiden ersten Furchungszellen entspricht, und ganz dasselbe gilt von den Zerschnürungsversuchen Herlitzkas. Sind dagegen die beiden Zellen bereits in die Sekundärstellung eingetreten und haben sie sich also innig aneinander gelegt und wird nun, wie dies von Roux geschehen ist, die eine der beiden zerstört, so erweist sich die andere nicht mehr als totipotent; sie hat, nachdem sie in die Sekundärstellung (c) eingetreten ist, gewissermaßen ihre Selbständigkeit verloren; sie ist an ihren Partner gebunden, ohne den sie sich nicht mehr entwickeln kann. Ähnliches gilt auch, wie mir scheint, von den Experimenten an den Amphioxus- und Echinodermeneiern. Die beiden ersten Furchungszellen lassen sich durch Schütteln nur so lange voneinander trennen, als sie weit voneinander abstehen und, wie ich annehme, sich noch in Primärstellung befinden. Zu dieser Teit bewahren sie noch eine größere Selbständigkeit, und jede von ihnen liefert, von ihrem Partner getrennt, eine ganze Larve. Sind sie dagegen bereits in die Sekundärstellung eingetreten, so ist entweder eine Trennung unmöglich oder, wenn sie gelingt, liefern die beiden Zellen keine ganzen Larven mehr.

Ganz anders ist es bei den Eiern mit sogenannter Spiralfurchung. Hier erfolgt die Drehung gleichzeitig mit der Teilung; dies gehört meiner Ansicht nach gerade zu den wesentlichen Eigentümlichkeiten der Spiralfurchung. Während bei der Bilateral- oder Pseudoradiärfurchung Teilung und Drehung der Furchungszellen durch ein längeres oder kürzeres Intervall voneinander getrennt sind, sind sie bei der Spiralfurchung (und vielleicht auch bei der disymmetrischen Furchung) miteinander verbunden. Daher

geben auch die beiden ersten Furchungszellen, wenn man sie voneinander trennt, keine ganzen, sondern nur halbe Larven. Die Zellen sind nicht mehr selbständig, sondern in ihren Schicksalen bereits aneinander gebunden. Aber auch aus einem anderen Grunde würden sie nicht gleichwertige Ganzlarven geben können. Wie oben auseinandergesetzt, schneidet nämlich bei der Spiralfurchung die erste Furche nicht in der Richtung der künftigen Medianebene durch und verteilt also die organbildenden Substanzen in ungleicher Weise auf die beiden ersten Furchungszellen. Diese besitzen daher nicht nur verschiedene prospektive Bedeutung, sondern auch verschiedene prospektive Potenz.

In den übrigen Figuren habe ich noch ein paar ältere Stadien gezeichnet und die Stellung der Furchungszellen nach ihren Achsenverhältnissen eingetragen. Soweit eine Erläuterung notwendig ist, findet sie sich in der Figurenerklärung.

So werden wir also zu dem Schlusse geführt, daß *in jedem vielzelligen Organismus nicht bloß die Zahl, sondern auch die Stellung der Zellen eine durchaus gesetzmäßige ist*. Jeder Zelle des Körpers ist nicht bloß ein bestimmter Platz im Ganzen angewiesen, sondern sie hat diesen Platz auch in bestimmter Lage oder Stellung einzunehmen. Diese Stellung wird aber durch die Struktur- oder Achsenverhältnisse der Zelle bestimmt. So besteht also *in jedem Organismus ein allgemeines Gerichtetsein der ihn zusammensetzenden Elemente*, ein Schluß, zu dem bekanntlich auch zahlreiche experimentell-entwicklungsgeschichtliche Arbeiten geführt haben. Dieser Schluß stimmt durchaus mit dem überein, was ich schon vor zwölf Jahren in meiner Monographie über die Linse gesagt habe; er hat aber auch seither eine glänzende Bestätigung durch die Arbeiten Martinis über Cucullanus und verwandte Nematoden und nicht minder durch die Arbeiten Conklins über die Entwicklung von Cynthia erfahren.

So führen also unsere Betrachtungen über die Promorphologie der Zelle ganz von selbst zu der Frage nach dem gegenseitigen *Verhältnis zwischen determinierter und nicht determinierter Furchung, und Entwicklung überhaupt*. Wie schon erwähnt, wurde diese Unterscheidung zuerst von Conklin in seiner Arbeit über Crepidula aus dem Jahre 1897 getroffen. Sie ist so allgemein bekannt und akzeptiert, daß ich nicht nötig habe, die Bedeutung der beiden Ausdrücke näher auseinanderzusetzen. Ich will bloß

zeigen, wie sich Conklin selbst die Beziehungen zwischen beiden dachte. Nachdem er einige Worte über die determinierte Furchung (determinate cleavage) gesagt hat, heißt es: „On the other hand, in most Echinodermata, Coelenterata and Vertebrata, no such definiteness in the history of the blastomeres is known to exist. Of course the possibility remains, that in most, if not all, of these cases the cleavage is of just as determinate a character as in the first class mentioned and that the denial of a definite prospective value to each blastomere must rest upon the curious basis that no one has followed a single blastomere through the development. I confess that to me this possibility seems extremely probable"[1]). Diese zweite Art der Furchung nennt er „indeterminate cleavage"; er fügt aber sofort hinzu: „Such a classification is in many respects an unsatisfactory one, and it can only be regarded as having a temporary value, but it will serve to emphasize a distinction which in our present state of knowledge we must recognize as existing" (S. 191). Aus diesen Bemerkungen ist deutlich zu ersehen, daß Conklin sehr entschieden zu der Annahme neigt, daß im Grunde genommen alle Furchung, auch die, die er als „indeterminate" bezeichnet, determiniert sei, und daß er die zwei Klassen nur aufstellte, um unserer augenblicklichen Kenntnis bzw. unserer Unkenntnis Rechnung zu tragen. Über die Frage, welche der beiden Furchungsarten die ursprüngliche sein möge, hat er sich nicht geäußert, wenigstens in der erwähnten Arbeit nicht, und es ist mir auch aus den späteren Arbeiten keine Äußerung darüber in Erinnerung. Dagegen hat sich K. Heider, wie schon erwähnt, wiederholt dahin geäußert, daß er die determinierte Entwicklung (Heider schreibt determinativ) für sekundär oder abgeleitet halte, und daß sie wohl auf einer vorzeitigen Anlagensonderung beruhen möge. Wenn ich nicht irre, habe ich anderswo, vielleicht auch bei Wilson, ähnliche Äußerungen gelesen. — Was nun mich selbst betrifft, so stelle ich mich durchaus auf den Standpunkt Conklins, ja ich möchte namentlich auf Grund seiner eigenen späteren Arbeiten über Cynthia (aus dem Jahre 1905), sowie der Arbeiten Cerfontaines (1906) und ganz besonders Mc Brides (1910) über die Entwicklung des Amphioxus mit noch größerer Bestimmtheit die Vermutung aussprechen, daß eigentlich alle Furchung eine determinierte sei; aber ich verhehle mir

[1]) Von mir gesperrt.

nicht, daß ich mich mit einer solchen Auffassung auf dem Boden der Hypothese befinde. Die erwähnten Arbeiten werde ich gleich weiter unten ausführlicher berücksichtigen.

Als Einleitung zur Analyse des Problems der Gastrulation der Chordonier verweise ich auf einige Bilder von Keimformen wirbelloser Bilaterien mit determinierter Furchung, die deutlich zeigen, daß die Anlagen der sogenannten Keimblätter oder, richtiger gesagt, die Anlagen bestimmter Organe oder Organkomplexe schon lange vor Beginn der Einstülpung des Entodermzellenfeldes und damit der Gastrulation vorhanden sind; daß also die Gastrulation unmöglich als ein Differenzierungsprozeß im gewöhnlichen Sinne des Wortes bezeichnet werden darf. Die ersten zwei Bilder (Tafel II, Fig. 1 und 2) sind dem Nachtrage zu meiner Abhandlung über die Entwicklung der Tellerschnecke entnommen, der im Jahre 1880 erschien und ziemlich unbekannt geblieben ist; er wird sogar von dem so gewissenhaften Conklin in seiner Abhandlung über die Entwicklung von Crepidula nicht zitiert. Die erste Figur zeigt die Stammzelle des Mesoderms bereits in die beiden Urzellen (rot) geteilt; das Entodermzellenfeld (blau), das noch ganz flach ist, besteht aus sieben Zellen. Die zweite Figur unterscheidet sich zunächst dadurch von der ersten, daß die drei großen peripherischen Entodermzellen sich geteilt haben, so daß das Entodermzellenfeld nunmehr aus zehn Zellen besteht, und daß die beiden Urzellen des Mesoderms begonnen haben, in die Tiefe zu rücken. Sie gelangen dadurch ins Blastocoel und geben dort den beiden Mesodermstreifen den Ursprung. Ich halte es nicht für unwichtig, daß die Mesodermzellen selbständig in die Tiefe rücken und nicht zusammen mit dem Entodermzellenfeld eingestülpt werden. Die dritte Figur stellt das gleiche Stadium von Physa, einem mit Planorbis nahe verwandten Süßwasserpulmonaten, dar. Sie ist der Arbeit Wierczejskis aus dem Jahre 1905 entnommen, also einer Arbeit, die 25 Jahre nach meiner Abhandlung über Planorbis erschienen ist. Die Beobachtungen Wierczejskis unterscheiden sich (hinsichtlich der Entstehung des Mesoderms) nur dadurch von den meinen, daß er fand, daß auch einige Ektodermzellen Anteil an der Bildung des Mesoderms nehmen; diese Zellen liegen rechts und links neben dem Entodermzellenfeld und sind durch mattgelbe Farbe in der Figur kenntlich gemacht. Aus ihnen soll das larvale Mesoderm oder das Mesoderm der Trocho-

phora (Ektomesoderm der deutschen Autoren) entstehen, das, wie schon erwähnt, von Wierczejski als sekundäres bezeichnet wurde, während die Hauptmasse des Mesoderms aus den von den Urzellen abstammenden Mesodermstreifen (dem Entomesoderm der deutschen Autoren) den Ursprung nimmt. Dieses Mesoderm hat Wierczejsky als primäres bezeichnet. — Die vierte Figur stellt einen optischen Querschnitt durch eine junge Blastula von Ascaris megalocephala dar. Sie ist der bekannten Arbeit Boveris in der Festschrift für v. Kupffer aus dem Jahre 1899 entnommen. Die rotgefärbten Zellen stellen wieder die Anlage des Mesoderms, die blaugefärbten die Anlage des Entoderms dar. Diese Anlagen sind also schon differenziert, bevor die Blastula sich einzustülpen begonnen hat. Die Fig. 5 stellt einen etwas älteren Keim von Ascaris in der Ansicht von der Bauchseite dar; Fig. 6 einen entsprechenden optischen Medianschnitt. Die Fig. 5 mag man mit der Fig. 3 von Physa vergleichen. Vielleicht hat Heider Recht, wenn er meint, es sei die Urgenitalzelle der Nematoden (grau) mit dem primären Mesoderm der Mollusken und Anneliden zu vergleichen, und das eigentliche sogenannte Mesoderm sei also im Grunde genommen larvales oder sekundäres Mesoderm. Es würde demnach bei den Nematoden das primäre Mesoderm bis auf die Genitalzellen reduziert sein. Vor den Mesodermzellen bemerkt man jederseits noch zwei in der Figur gelbgefärbte Zellen, die dem Ektoderm angehören und zu den Stomatoblasten oder Schlundzellen werden.

Und nun lasse ich gleich die Darstellung Conklins über die Entwicklung von Cynthia, einer einfachen Ascidie, folgen. Wie schon erwähnt, war van Beneden der Erste, der an einer einfachen Ascidie (Clavelina Riss.) die Furchung bis zur Bildung der Keimblätter, der Chorda und des Nervensystems verfolgte. Van Benedens Angaben wurden später von Seeliger, Samassa und Castle scharf angegriffen und bestritten; indessen hat Conklin in einer bewunderungswürdigen Arbeit (1905) die Richtigkeit seiner Angaben und Deutungen mit aller Bestimmtheit dargetan; nur in einzelnen, mehr untergeordneten Punkten, so z. B. in der Deutung einzelner Zellen des 44-Zellen-Stadiums, weicht Conklin von van Beneden und Julin ab. Die Arbeit Castles (es kommt hier nur die zweite aus dem Jahre 1896 in Betracht), ist namentlich durch die Schnittbilder wertvoll, die auch Conklin als durchaus richtig anerkannt hat. Nach Conklin sind bei Cynthia schon im 16-Zellen-Stadium alle Regionen der Ga-

strula deutlich markiert und die verschiedenen organbildenden Substanzen auf bestimmte Zellen verteilt. Im Stadium von 32 Zellen existieren in der ventralen Hemisphäre 14 protoplasmareiche (protoplasmic) Ektodermzellen und 2 ebensolche Nervenplattenzellen; in der dorsalen 6 dotterreiche Entodermzellen, 4 Chorda-Nervenplattenzellen (dotter- und protoplasmareich) und 6 Mesodermzellen mit gelbem Protoplasma. Im Stadium von 76 Zellen zählte Conklin in der ventralen Hemisphäre 26 Ektoderm- und 6 Nervenplattenzellen, in der dorsalen 10 Entoderm-, 8 Chorda-, 8 Nervenplatten-, 6 Muskel- und 12 Mesenchymzellen. Endlich führe ich noch das 112-Zellen-Stadium an, in welchem Conklin in der ventralen Hemisphäre 52 Ektoderm- und 12 Nervenplattenzellen, in der dorsalen 10 Entoderm-, 8 Chorda-, 8 Nervenplatten-, 8 Muskel- und 14 Mesenchymzellen zählte. In der Fig. 7, die die dorsale Hemisphäre im Stadium von 110 Zellen darstellt, sind die Entodermzellen dunkelblau, die Chordazellen hellblau, die Nervenplattenzellen gelb, die Muskelzellen dunkelrot und die Mesenchymzellen blaß hellrot gefärbt. Die Konfiguration der Anlagenbezirke, wie sie sich in dem abgebildeten Stadium darstellt, ist von der allergrößten prinzipiellen Bedeutung und muß sorgfältig im Gedächtnis behalten werden; denn in der Tat gibt uns dieses Stadium den Schlüssel für das Verständnis nicht bloß der Gastrulation der Wirbeltiere im Allgemeinen, sondern namentlich auch der Säugetiere im Besonderen in die Hand. Der Keim befindet sich jetzt noch im Beginn der Gastrulation; diese macht sich in ihren ersten Anfängen nach Conklin im Stadium von 64 bis 76 Zellen bemerkbar; in dem abgebildeten Stadium ist der Keim noch scheibenförmig (disk-shaped); darauf wird er schüssel- oder napfförmig (saucer-shaped) und zuletzt becherförmig (cup-shaped). Nicht minder interessant als die Oberflächenbilder sind die Bilder von Schnitten, namentlich von Medianschnitten. Einen solchen durch eine Blastula im Stadium von 64 Zellen stellt die Fig. 8 dar. Die ventrale Hemisphäre wird lediglich von Ektodermzellen (ungefärbt) und nur ganz vorn von einer Nervenplattenzelle (gelb) zusammengesetzt; in der dorsalen trifft man von vorn nach hinten auf eine Nervenplattenzelle, eine Chordazelle, 4 Entodermzellen und 2 Mesenchymzellen. Der zweite sagittale Medianschnitt, Fig. 9, der, wie der vorige, der Arbeit Conklins entnommen ist, zeigt uns eine beginnende Gastrula im Stadium von 110 Zellen;

also genau in demselben Alter wie den in Fig. 7 abgebildeten Keim. Die Anlagenbezirke der Fig. 7 wird man in der Fig. 9 mit Leichtigkeit wiederfinden; wichtig ist noch, daß die Einstülpung schon jetzt, so seicht sie noch ist, deutlich erkennen läßt, daß sie vorn etwas tiefer ist als hinten; hier ist sie kaum angedeutet. Fig. 10 endlich stellt einen Medianschnitt einer Gastrula von Ciona intestinalis nach Castle dar. Das eingestülpte Säckchen umfaßt die Anlagen der Chorda, des Entoderms (Mitteldarmepithels) und des Mesoderms, und zwar wird, wenigstens auf dem Medianschnitt, die dorsale Wand von der Anlage der Chorda, die vordere und ventrale von der Anlage des Entoderms oder Mitteldarmepithels und die hintere vom Mesoderm (Mesenchym) gebildet. Das eingestülpte Säckchen wendet sich deutlich nach vorn. Dieser sagittale Medianschnitt ist, wie wir gleich sehen werden, von der größten Wichtigkeit für das Verständnis der Bilder, welche man vom Amphioxus und den Cranioten in einem korrespondierenden Stadium bekommt. Auch Conklins Resultate hinsichtlich des Verschlusses des Urmundes sind für unsere späteren Betrachtungen von Wichtigkeit. Er fand, daß der Verschluß vorn rascher als hinten erfolgt, und daß die hintere Urmundlippe nahezu stationär bleibt. Vom 218-Zellen-Stadium an verlängert sich die Gastrula und wird eiförmig; der Hinterrand des Blastoporus erscheint dabei etwas dünner als der Vorderrand. Die vordere Blastoporuslippe fährt fort nach hinten zu wachsen, während die seitlichen Lippen näher aneinander rücken. Dadurch wird der Blastoporus zunächst T-förmig; indem sodann der Querbalken des T durch Aneinanderlegen der Ränder schwindet, wird der Blastoporus zu einer sagittalen Grube oder Rinne und gewinnt die Form eines |. Die seitlichen Lippen des Blastoporus werden zuerst nur von den Muskelzellen gebildet, aber später wachsen die Ektodermzellen vollständig über sie hinweg. Von der sagittalen Grube schließt sich zuerst das Hinterende. Wichtig für die Beurteilung der Angaben Lwoffs, Cerfontaines, Legros' und Mac Brides ist noch, daß Conklin ausdrücklich betont, daß die Zellen, aus denen die Chordaanlage hervorgeht, durch ihren Dotterreichtum den Entodermzellen ähnlich sehen. Nach alledem wird man begreifen, wenn Conklin auf S. 48 seiner Arbeit sagt: „My work, like that of Castle, places (but) little weight upon the idea of germ-layers since it undertakes to trace specific organs to certain cleavages cells and even to certain regions of the unsegmented

egg. Emphasis is therefore placed upon organs and organ-forming cells and substances rather than upon the more indefinite germ-layers.“ Dieser Ansicht kann ich mich nach dem früher Gesagten nur vollkommen anschließen.

Und nun wollen wir die Entwicklung der Ascidien mit der des vielgerühmten und vielgeschmähten Amphioxus vergleichen. Mit Recht sagt Heider (l. c. S. 193): „Für den Forscher hat die Vergleichung einer nicht determinativen Entwicklungsweise einer bestimmten Form mit dem determinativen Entwicklungsgang einer anderen verwandten einen besonderen Wert. Wir kennen kaum ein ansprechenderes Gebiet als die Vergleichung der Amphioxusentwicklung mit der Entwicklung der Ascidien.“ Allerdings kann ich mich mit der Art, wie Heider die beiden Entwicklungsweisen miteinander vergleicht, nicht einverstanden erklären. Nachdem Kowalewsky (1867 und 1877) und Hatschek (1881) die Grundzüge der Entwicklung des Amphioxus bekannt gemacht hatten, wurden durch die Arbeiten Lwoffs aus den Jahren 1892, 1893 und 1894 neue, die Bildung der Keimblätter und die Gastrulation betreffende Probleme aufgeworfen. Nach Lwoff (ich folge hier seiner Hauptarbeit aus dem Jahre 1894) erfolgt die Gastrulation beim Amphioxus in zwei Phasen oder Stadien, also ähnlich, wie dies Hubrecht und Keibel einige Jahre vorher für die Säugetiere behauptet hatten: während der ersten Phase werde das großzellige Entoderm eingestülpt, das zum Darmepithel werde; während der zweiten das kleinzellige Ektoderm, aus dem Chorda und Mesoderm hervorgehen. Diese zweite Phase der Gastrulation soll sich von der dorsalen Blastoporuslippe aus vollziehen. Lwoff machte also auf einen bis dahin nicht genügend beachteten Unterschied zwischen den Zellen der dorsalen und der ventralen Wand des Urdarmes aufmerksam. Mit Recht bemerkt Heider, es handle sich „bei der Annahme von Lwoff, daß das Mesoderm des Amphioxus und der Vertebraten zum größten Teil dem Ektoderm entstamme, eigentlich nur um eine Willkür in der Abgrenzung der beiden primären Keimblätter gegeneinander, nicht um eine Feststellung faßbarer und greifbarer Tatsachen“ (S. 273). Im Jahre 1898 erschienen dann nicht weniger als vier Abhandlungen, die sich mit den von Lwoff aufgeworfenen Fragen beschäftigten. Zunächst leugnete Sobotta den von Lwoff behaupteten Unterschied im histologischen Charakter der Zellen der dorsalen und ventralen Wand des Urdarms. Sodann bestätigte Samassa im Allgemeinen

diese Angaben Sobottas. Außerdem meinte er, der Blastoporus schließe sich dadurch, daß sich seine Ränder von allen Seiten her einander nähern, nicht aber, wie Hatschek vermutete und Lwoff bestätigen zu können glaubte, in einer dorsalen Längsnaht. Von geringerer Wichtigkeit waren die Angaben Klaatschs aus demselben Jahre, die sich vor allem auf die Mitosen an den Blastoporuslippen und die Art des Verschlusses des Urmundes bezogen. Endlich erschien noch eine kleine Arbeit Mc Brides; er leugnete, wie Sobotta, aber ohne von dessen Angaben zu wissen, daß ein histologischer Unterschied zwischen den Zellen der dorsalen und der ventralen Wand des Urdarms bestehe. Ebenso leugnete er, daß um die dorsale Blastoporuslippe herum eine Einwucherung (inflection) von Ektodermzellen stattfinde. Die Arbeit war aus äußeren Gründen etwas voreilig zum Abschluß gebracht und bot der Kritik zahlreiche Angriffspunkte; sie ist nicht zu vergleichen mit der späteren Arbeit desselben Forschers aus dem Jahre 1910. Im Jahre 1900 erschien eine kleine Arbeit über Amphioxusentwicklung von Morgan und Hazen. Sie bestätigten die Angabe Lwoffs, daß die Zellen der dorsalen Wand des Urdarmes heller und dotterärmer seien als die der ventralen, aber sie schlossen sich seinen Erklärungsversuchen nicht an. Die Frage, ob man die Zellen der dorsalen Urdarmwand als Ektoderm oder Entoderm bezeichnen wolle, sei ganz „a matter of choice or definition“. Über diese Arbeit fällte Mc Bride im Jahre 1910 ein sehr scharfes und sicher ungerechtes Urteil; veranlaßt war dasselbe wohl durch die scharfe, aber nicht ungerechte Kritik, die Morgan und Hazen an Mac Brides erster Arbeit aus dem Jahre 1898 geübt hatten. Im Jahre 1906 erschien dann die schon mehrmals zitierte große Arbeit Cerfontaines, die namentlich über den Bau des Eies und die Furchung eine Menge wichtiger und neuer Tatsachen brachte, aber in der Deutung anderer nicht glücklich war. Es würde mich zu weit führen, wenn ich auf die Ansichten Cerfontaines und ihre Begründung im Detail eingehen wollte. Ich will mich darauf beschränken, aus meinen Notizen nur so viel hervorzuheben, als zur allgemeinen Orientierung notwendig ist. Die Gastrulation sieht Cerfontaine als einen äußerst komplizierten Prozeß an, bei dem Invagination, Epibolie und „Inflexion“ miteinander Hand in Hand gehen. Durch die „Inflexion“ gelange ein Teil des Ektoderms nach innen, und auf sie soll vor allem die Bildung der dorsalen Wand des Urdarms zurückzuführen sein. Chorda und Meso-

derm sollen also, wie schon Lwoff wollte, ektodermalen Ursprungs sein. Der Urmund soll sich durch „Concrescenz" längs der dorsalen Mittellinie schließen. Übrigens meint Cerfontaine, die Einstülpungsöffnung könne zu keiner Zeit der Entwicklung mit dem Blastoporus identifiziert werden, wenn man dieses Wort im Sinne einer Öffnung gebrauchen wolle, deren Rand einen gleichförmigen Bau (une constitution uniforme) habe und zugleich die Grenze zwischen den beiden primären Keimblättern, dem Ektoderm und Entoderm, markieren soll. Das verdaue, wer kann! Was mich betrifft, so kann ich mich hinsichtlich aller dieser Schlußfolgerungen nur vollinhaltlich der durchaus sachlichen und nüchternen Kritik Mac Brides aus dem Jahre 1910 anschließen, von dessen Arbeit gleich noch die Rede sein soll. Man darf wohl annehmen, daß Cerfontaine hauptsächlich solche Präparate abgebildet hat, die ihm für seine Schlußfolgerungen besonders beweiskräftig zu sein schienen. Nun zeigen sie zwar, genau so, wie dies schon von anderer Seite betont wurde, daß am Urmundrand eine besonders lebhafte Zellvermehrung stattfindet, daß wir also den Urmundrand als besonders wichtige, ja zu dieser Zeit wohl als die wichtigste Wachstumszone anzusehen haben, aber sie beweisen ganz und gar nichts für eine Einwucherung des Ektoderms behufs Anteilnahme an der Bildung der Wand des Urdarms. Ich glaube zu diesem Urteil um so mehr berechtigt zu sein, als ich von jeher (man vergleiche nur meine erste Zellteilungsarbeit aus dem Jahre 1884) der Stellung der Mitosen große Aufmerksamkeit geschenkt habe. Mitosen, wie die von Cerfontaine auf Tafel XX, Fig. 4 oder 9, abgebildeten, sind durchaus im Sinne der Auffassung Mac Brides gelegen und für Cerfontaine nicht im geringsten beweisend. Auch kann es nicht einen Augenblick zweifelhaft sein, daß die Zellen der dorsalen Wand des Urdarms denen der ventralen ähnlicher sind als denen des Ektoderms. Vereinzelte Ausnahmen, wie der auf Tafel XX, Fig. 3, abgebildete Fall, den ich übrigens für pathologisch halte, erschüttern diese Regel nicht. Ebensowenig hat Cerfontaine seine Angabe, daß sich der Urmund längs einer medianen Naht schließe, beweisen können. Die zahlreichen Bilder auf Tafel XVIII, die das Auftreten, die allmähliche Verkleinerung und endlich den Verschluß des Urmundes zeigen, lassen nicht die Spur einer Concrescenz im Sinne Cerfontaines erkennen. Mir selbst sind diese Bilder aus eigener Anschauung wohl bekannt; ich habe sie an Gastrulae studiert, die ich zusammen mit

einer großen Zahl anderer Amphioxuslarven vor langer Zeit von Retzius erhielt, aber ich habe an ihnen nie etwas entdecken können, was auf das Zustandekommen einer Längsnaht hätte schließen lassen. Die zweite, wie rühmend anerkannt werden muß, vortreffliche Arbeit Mc Brides über die Bildung der Keimblätter des Amphioxus aus dem Jahre 1910 (erschienen im Dezemberheft des Quart. Journ. of micr. Science, 1909) war hauptsächlich durch die scharfe, aber nicht ungerechtfertigte Kritik hervorgerufen, die seine erste Arbeit aus dem Jahre 1898 von seiten Cerfontaines erfahren hatte. Mc Bride beginnt mit dem Stadium der abgeflachten Blastula, in der schon die Achsenverhältnisse deutlich nachzuweisen sind. Wie Lwoff und Klaatsch, findet auch er in der künftigen dorsalen Blastoporuslippe besonders zahlreiche Mitosen und schließt daraus, daß diese Blastoporuslippe ein Wachstumszentrum sei, von dem aus nach der einen Seite junge Ektodermzellen, nach der anderen junge Entodermzellen gebildet werden. Dieses Wachstumszentrum leite die Gastrulation ein (initiates Gastrulation). Am ventralen Blastoporusrand sei dagegen das Wachstumszentrum gelegen, welches den Blastoporus schließe oder richtiger, seine Verengerung einleite; dieses erscheine sehr viel später als das dorsale, nämlich erst gegen Schluß der Gastrulation. Von großer Wichtigkeit ist die Beobachtung, daß die Ektoderm- und Entodermzellen sich nicht bloß durch ihren Körnchenreichtum, sondern auch durch die Färbbarkeit ihrer Kerne sehr auffallend voneinander unterscheiden. Eine Einwucherung („inflection") des Ektoderms um den dorsalen Urmundrand herum, wie sie von Lwoff und Cerfontaine behauptet wurde, stellt Mc Bride entschieden in Abrede und ebenso eine Verwachsung des Blastoporus in einer longitudinalen Naht. Er stützt sich dabei hauptsächlich auf die Art der Differenzierung der Nervenplatte. Mesoderm und Chorda seien entodermalen, nicht ektodermalen Ursprungs.

In den Schlußbetrachtungen, in denen unter anderem auf die große Ähnlichkeit zwischen der Gastrulation des Amphioxus und der Ascidien hingewiesen wird, wendet sich Mc Bride sehr scharf gegen Hubrecht; es heißt hier: „In starting with Mammalia, and reading their complicated processes into the development of lower Vertebrata, Prof. Hubrecht has read the book of Vertebrata development upside down."

Ich habe in die beiden nach Cerfontaine wiedergegebenen Medianschnitte von Amphioxuslarven (Tafel II, Fig. 11 und 12) die An-

lagenbezirke eingetragen, sowie sie sich aus Conklins Beobachtungen über die Entwicklung von Cynthia ergeben haben. Demnach folgen in der Mittelebene der dorsalen oder vegetativen Hemisphäre von vorn nach hinten aufeinander: die Nervenplatte (gelb), die Chordaplatte (hellblau), das Mitteldarmepithel oder Entoderm (dunkelblau) und die Anlage desjenigen Organkomplexes, den man unter dem Namen Mesoderm zusammenfaßt (rot). Die Fig. 11 entspricht der Fig. 9 von Cynthia und stellt den Beginn der Gastrulation des Amphioxus dar; Fig. 12 entspricht der Fig. 10 von Ciona und zeigt uns eine Gastrula des Amphioxus mit sehr weit offenem Urmund. Der Unterschied besteht hauptsächlich darin, daß die Zellenzahl beim Amphioxus größer ist als bei den Ascidien; darin liegt auch sicher in erster Linie der Grund, weshalb die Zellen einer Ascidie viel leichter in Evidenz gehalten und bis zu den Organanlagen verfolgt werden können als die des Amphioxus. Auch insofern ist ein Unterschied zwischen beiden vorhanden, als im Stadium der Blastula und darüber hinaus die Furchungshöhle beim Amphioxus sehr viel größer ist als bei den Ascidien; auch dies scheint mit der größeren Zellenzahl des Amphioxus in Verbindung zu stehen. Schließlich schwindet aber auch beim Amphioxus die Furchungshöhle ebenso vollständig wie bei den Ascidien (vgl. Fig. 12 und 10). Diese Übereinstimmung in der Entwicklung führt fast mit Notwendigkeit zu dem Schlusse, daß die Furchung und überhaupt die Entwicklung des Amphioxus ebenso determiniert sei wie die der Ascidien. Daß sie uns nicht als solche in die Augen springt, ist bloß unserem Unvermögen zuzuschreiben, jede Furchungszelle bis zu einer bestimmten Organanlage zu verfolgen. Ich nehme also an, daß auch beim Amphioxus die Furchungszellen und ihre Abkömmlinge morphologisch und physiologisch verschiedenartig sind, und daß die Zellen der vegetativen Hälfte der Blastula nicht erst infolge der Einstülpung, also nicht erst infolge der Änderung ihrer Lage, verschiedenwertig werden. Die Prozesse, welche die Organanlagen in ihre definitive Lage überführen, sind also in erster Linie Wachstumsprozesse, wenn auch sicherlich während derselben die Differenzierungsvorgänge weitere Fortschritte machen. Wie die Fig. 11 deutlich zeigt, ja schon die Beobachtungen Hatscheks bis zu einem gewissen Grade schließen ließen, sind die Zellen einer Amphioxusblastula mit abgeflachter vegetativer Hemisphäre schon deutlich morphologisch voneinander

verschieden, und dieser morphologischen wird wohl sicher auch eine physiologische Verschiedenheit entsprechen. Ist einmal die innere Keimschicht gebildet, also die Einstülpung vollendet, so lassen, wie die Beobachtungen Lwoffs, Morgan und Hazens, Cerfontaines und Mc Brides mit Sicherheit ergeben haben, dorsale und ventrale Wand des Urdarms deutliche Unterschiede in Beziehung auf Größe, Form und Körnchenreichtum der Zellen erkennen, und sie erweisen sich überdies noch durch die geringere Färbbarkeit ihres Protoplasmas als von den Zellen der äußeren Schicht verschieden. — Eine Oberflächenansicht einer Amphioxusblastula von der vegetativen Seite zur Zeit des Beginns der Einstülpung (also dem Stadium der Fig. 11 entsprechend) würde hinsichtlich der gegenseitigen Lage der Anlagenbezirke (Nervenplatte, Chorda, Mitteldarmepithel und Mesoderm) sicher ein ganz ähnliches Bild geben wie es die Fig. 7 von Cynthia zeigt; der einzige, einigermaßen erhebliche Unterschied würde in der Zahl der Zellen zu finden sein. Sobald die Blastoporuslippen deutlich und scharf hervortreten, also nach vollzogener Einstülpung, wird die vordere Lippe außen aus Ektoderm-, innen aus Chordazellen, die seitlichen und die hintere außen aus Ektoderm-, innen aus Mesodermzellen bestehen; erst in einiger Entfernung vom Rande werden die Zellen des Entoderms folgen.

Ich habe mich absichtlich so lange mit der Entwicklungsgeschichte des Amphioxus aufgehalten, weil es wohl kein Tier gibt, über dessen Stellung und Bedeutung so viel gestritten worden ist, wie über ihn. Schon vor langer Zeit hat Haeckel dem Amphioxus den Beinamen des letzten Mohikaners gegeben; später hat ihn Dohrn den verlorenen Sohn der Wirbeltiere genannt; einige Zeit darauf hat ein bekannter Zoologe, freilich wenig originell, gemeint, wenn es keinen Amphioxus gäbe, müßte man ihn erfinden; und so hat noch mancher andere mehr oder minder geistreiche Bemerkungen über ihn gemacht. Hubrecht will ihn ganz aus der Diskussion über die Gastrulation ausgeschaltet wissen; paßt er doch so gar nicht in seinen Gedankengang. Mc Bride hat gemeint, die Ascidienlarve stehe in Beziehung auf ihre Organisation höher als der Amphioxus, da sie ein Sinnesbläschen und einen wohlentwickelten Schwanz habe; sie und nicht der Amphioxus führe zum nächst höheren Entwicklungsstadium, dem der Cyclostomen, hinüber. Die Gastrulation der Ascidien zeige auch eine große Ähnlichkeit nicht bloß mit der der Cyclostomen, sondern auch mit der der Amphibien (vor allem der Urodelen), der

Dipnöer, des Störs und anderer Formen. In gewissem Sinne sei Amphioxus allerdings degeneriert; wenn man ihm aber aus diesem Grunde bei morphologischen Betrachtungen keine Bedeutung beimessen wolle, so müsse man ebenso auch Peripatus oder Chiton oder Limulus, die alle abgeänderte, aber dabei doch sehr ursprüngliche Formen seien, von der Diskussion ausschließen. Ein Vergleich der Fig. 9—12 dürfte wohl genügen, um zu zeigen, daß diese Ansicht richtig ist, und daß man kein Recht hat, Amphioxus in der Weise, wie dies in den letzten Jahren geschehen ist, zur Seite zu schieben.

Und nun will ich ein paar Worte über die Verteilung der Anlagenbezirke der Amphibien sagen. Es soll damit gewissermaßen ein Paradigma für die ähnliche Entwicklung von Petromyzon, Acipenser, Amia, Ceratodus usw. vorgeführt werden. Wie schon erwähnt, nennt Brachet eine Keimform, die bisher alle Embryologen als Blastula bezeichnet haben, Gastrula, ja, er nennt diese Blastula geradezu „gastrula vraie", zum Unterschiede von der von allen Embryologen als Gastrula bezeichneten Form, die er „Gastrula déjà modifiée" nennt. Einen Medianschnitt durch eine solche Gastrula vraie Brachets habe ich auf Tafel II, Fig. 13, wiedergegeben. Sie hat noch keinen Urmund. Brachet spricht nur von einem „virtuellen" Urmund, womit nur gesagt ist, daß man bereits die Stelle angeben kann, wo sich später der Urmund bildet. Indessen gehört ein wirklicher, ein „reeller" Urmund nach Brachet gar nicht zu den Charakteren einer wahren Gastrula. Hinsichtlich des „clivage gastruléen", der in diesem Stadium im Bereich der „Randzone" Al. Göttes auftrete und zu einer Trennung der die Wand des Keimes zusammensetzenden Zellen in den Ektoblast und Entoblast führen soll, verweise ich auf das früher darüber Gesagte; ebenso hinsichtlich der anderen, die zweite Phase der Gastrulation begleitenden Vorgänge, namentlich der jetzt einsetzenden Invagination. Vor allem möge man die sehr ausführliche Darstellung Brachets selbst zur Hand nehmen. Wie schon früher, hebe ich auch jetzt wieder hervor, daß die tatsächlichen Befunde Brachets, wie sie vor allem in seinen Zeichnungen zum Ausdrucke kommen, ganz wohl zu Recht bestehen können, und daß sie sich auch leicht in meine Auffassung einpassen lassen. Ich habe auf Tafel II, Fig. 13, ins Bild des Medianschnittes einer Gastrula vraie oder mit anderen Worten einer typischen Blastula im gewöhnlichen Sinne die Anlagenbezirke in denselben Farben eingetragen wie in die Blastula

einer Cynthia oder eines Amphioxus. Auch hier folgen von vorn nach hinten aufeinander: Anlage des Zentralnervensystems (gelb), Chordaanlage (hellblau), Entoderm (dunkelblau) und Mesoderm (rot). Das Urmundgebiet umfaßt die ganze vegetative Hemisphäre innerhalb der Randzone Göttes, also Chorda, Entoderm und Mesoderm. Die Anlage des Zentralnervensystems erstreckt sich von der vegetativen Hemisphäre noch eine Strecke weit auf die animale hinüber, ohne aber den animalen Pol zu erreichen; ja, es lassen die darüber vorliegenden Beobachtungen und Experimente den Schluß zu, daß sie in ziemlicher Entfernung vom Pol ihr Ende findet und hier in das Körperektoderm übergeht. In Textfig. 8 habe ich sodann in eine Oberflächenansicht einer Amphibienblastula vom vegetativen Pol dieselben Anlagenbezirke wie in den Medianschnitt eingetragen. Ich muß aber bemerken, daß die Figur insofern nicht genau ist, wenigstens nicht den Verhältnissen eines Triton oder Axolotl entspricht, als der Bereich des künftigen Urmundfeldes zu wenig ausgedehnt erscheint; wie ein Vergleich mit dem Medianschnitt Brachets zeigt, ist derselbe erheblich umfangreicher. Erst mit Beginn der Invagination wird er allmählich kleiner. Die Invagination nun, die bei den Amphibien geradeso wie bei den Ascidien (Taf. II, Fig. 9) vorn früher auftritt als hinten und vorn auch eine größere Tiefe erreicht, erfolgt an der vorderen oder späteren dorsalen Urmundlippe genau an der Grenze zwischen Nerven- und Chordaplatte, so daß also die Lippe außen aus Ektoderm-, innen aus Chordazellen besteht; erst in einiger Entfernung von den letzteren Zellen beginnen dann die eigentlichen Entoderm- oder Mitteldarmepithelzellen, die aber nur zum Teil bei der Invagination mit eingestülpt werden. Weitaus der größte Teil und vor allem die am mächtigsten mit Dotter beladenen Zellen stellen eine viel zu träge Masse dar, um mit eingestülpt werden zu können; sie bleiben an Ort und Stelle liegen und werden von den Blastoporuslippen allmählich über-

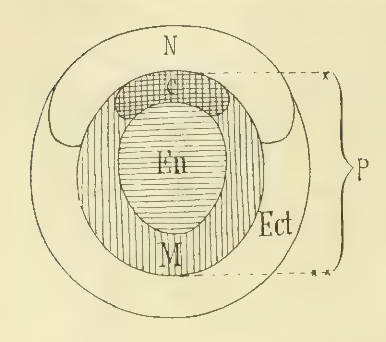


Fig. 8.

Anlagenbezirke eines Amphibiums. N Nervensystem, C Chorda, En Darmepithel und seine Derivate, M Mesoderm und seine Derivate, Ect Epidermis und ihre Derivate, P Urmundregion (von × bis × × Entoderm im älteren, weiteren Sinn des Wortes).

wachsen. So greifen also bei der Gastrulation, wie übrigens die meisten neueren Untersucher der Amphibienentwicklung hervorgehoben haben, Invagination und Epibolie innig ineinander. Ist die Invagination von vorn nach den Seiten fortgeschritten, haben sich also auch seitliche Blastoporuslippen gebildet, so bestehen diese nicht etwa, wie gewöhnlich angenommen wird, außen aus Ektoderm und innen aus Entoderm, sondern genau so wie bei den Ascidien außen aus Ektoderm und innen aus Mesoderm; erst in einiger Entfernung vom Rand beginnen die Entodermzellen. Ganz dasselbe gilt natürlich auch vom hinteren oder späteren ventralen Blastoporusrand. So werden also die Blastoporuslippen, wenn wir die Chorda nicht geradezu dem Entoderm zurechnen wollen, sondern wie es angesichts der Resultate Conklins zweckmäßig sein dürfte, als eine Anlage sui generis betrachten, nirgends aus Ektoderm und Entoderm gebildet, sondern vielmehr entsprechend einer kleinen dorsomedianen Strecke aus Ektoderm und Chorda und dann weiter aus Ektoderm und Mesoderm. Überall folgt erst in einiger Entfernung vom Lippenrand das Entoderm. Dieses dürfte, soweit es durch Invagination nach innen gelangt, hauptsächlich das Epithel der dorsalen Urdarmwand bilden, während das Epithel der ventralen Wand, die in die mächtige Dotterzellmasse übergeht, von dem nicht eingestülpten Entoderm, das schon im Blastulastadium seine Lage angewiesen erhalten hatte, abstammen dürfte. Von diesem Gesichtspunkt aus erscheint auch die Frage, ob das Mesoderm mehr in Form von Mesodermdivertikeln oder aber unter dem Bilde einer Abspaltung oder richtiger Ablösung vom Entoderm entsteht, von mehr nebensächlicher Bedeutung. Bei den Ascidien löst sich das Mesoderm sozusagen vom Entoderm ab, während beim Amphioxus bekanntlich die schon von Hatschek genau beschriebenen und seither oft wiedergesehenen Mesodermdivertikel entstehen.

Wenn die Menge des Nahrungsdotters noch mehr zunimmt, wie bei den Myxinoiden, Selachiern, Knochenganoiden und Teleostiern, so daß die Furchen nicht mehr ganz durchschneiden können, so werden natürlich neue Modifikationen der Entwicklung eintreten. Diese sind schon oft, auch von mir selbst, eingehend besprochen worden. Ich glaube indessen, daß die neuen Gesichtspunkte, zu denen die Cell-lineage-Forschung geführt hat, auch auf diese Modifikationen ein erfreuliches Licht werfen dürften. Man muß sich nur vor allem

von der gebräuchlichen Betrachtungsweise eines Keimes mit discoidaler Furchung lossagen und ihn zunächst so orientieren, daß der animale Pol nach unten und der vegetative nach oben gewendet ist; sodann trage man in einen solchen abgefurchten Keim, der kurz vor dem Beginn der Gastrulation steht, die Anlagenbezirke mit denselben Farben ein, mit denen ich sie in die Blastulae der Ascidien, des Amphioxus und des Axolotls eingetragen habe. Und nun lasse man an der Stelle des abgefurchten Keimes, die der Randzone einer Axolotlblastula entspricht, eine Invagination auftreten. Die Blastoporuslippe wird hier wieder vorne genau an der Grenze zwischen Nerven- und Chordaplatte gelegen sein, hinten zwischen Körperektoderm und Mesoderm. Die Mesodermzone wird sich genau so, wie bei den genannten Formen, rechts und links bis nach vorn an die Chordaplatte erstrecken. Man wird dann, wie mir scheint, alle die Bilder, die man von der Gastrulation der Anamnier mit dotterreichen Eiern kennt, sehr leicht verstehen.

Indessen will ich mich bei diesem Gegenstand nicht länger aufhalten, sondern gleich zur Gastrulation der Amnioten übergehen. Dabei will ich vorausschicken, daß Heider nicht bloß die Gastrula der meroblastischen Anamnier, sondern auch die der Amnioten als Dicogastrula bezeichnet, sowie dies ursprünglich von Haeckel geschehen war, der den Namen geschaffen, aber die Unterschiede zwischen beiden Gastrulaformen nicht erkannt hat. Indessen unterscheidet Heider doch zwei Unterarten seiner Dicogastrula, nämlich die „randständige" der meroblastischen Anamnier, die unter den Wirbellosen in ähnlicher Weise bei den Cephalopoden vorkommt, und die „flächenständige" der Amnioten, die unter den Wirbellosen bei den Skorpionen ein entferntes Analogon besitzt. Während Balfour und ursprünglich (1888) auch noch van Beneden (vgl. oben) die beiden Formen noch in irgend einer, ihnen offenbar selbst nicht ganz klaren Weise zu verbinden suchten, habe ich in meiner Theorie des Mesoderms (1889) zu zeigen gesucht, daß die beiden Formen absolut nichts miteinander zu tun haben und nur insofern miteinander zu vergleichen sind, als sie eben beide Gastrulae sind. Ich habe daher auch nur für die Gastrula der meroblastischen Anamnier den alten Haeckelschen Ausdruck Discogastrula beibehalten, für die Gastrula der Amnioten aber den Namen Epigastrula eingeführt, der denn auch ziemlich allgemein akzeptiert wurde. Heider scheint dies übersehen zu haben; wenigstens nimmt er keine Notiz davon.

Was die Gastrulation der Sauropsiden betrifft, so will ich mich kurz fassen. Denn das meiste von dem, was ich auf Grund meiner eigenen Untersuchungen über die Gastrulation der Säugetiere sagen werde, gilt mit wenigen Änderungen auch für die Sauropsiden. Vor allem ist dies hinsichtlich der Differenzierung der Anlagenbezirke innerhalb der Area embryonalis der Fall, die offenbar bei den Sauropsiden in ganz ähnlicher Weise verläuft wie bei den Säugetieren. — Es wurde schon erwähnt, daß schon lange vor den Vorträgen, welche van Beneden in Berlin und ich in Würzburg gehalten haben, also vor den Jahren 1886 und 1888, mehrere Arbeiten über die Entwicklung der Reptilien erschienen waren, die keinen Zweifel zuließen, daß auch bei diesen, ähnlich wie bei den Amphibien, eine Einstülpung des „Blastoderms", also eine Gastrulation, erfolgt, durch welche die Anlagen des Entoderms, der Chorda und des Mesoderms in die Tiefe verlagert werden. Zunächst beobachteten im im Jahre 1878 v. Kupffer und Benecke an jungen Keimscheiben von Lacerta und Emys eine Einstülpung des Blastoderms, die in ein kleines nach vorn gerichtetes Säckchen führt; sie deuteten die Öffnung dieser Einstülpung ganz richtig als Urmund und das Säckchen als Urdarm[1]). Dabei ist zu beachten, daß schon zwei Jahre früher Rauber in der Primitivrinne der Vögel und Säugetiere das Homologon des Urmunds anderer Tiere erblickt hatte. — Bald darauf teilte v. Kupffer in der schon erwähnten, mit Recht berühmt gewordenen Arbeit über die Gastrulation an meroblastischen Eiern 1882 und 1884 mit, daß sich bei den Reptilien und Vögeln unter dem Urdarmsäckchen auf dem Dotter eine Zellschicht findet, die er als Paraderm oder Dotterblatt bezeichnete. Die Arbeiten v. Kupffers waren indes noch vielfach durch die Lehre vom Parablast beeinflußt, wodurch das Urteil in mancher Hinsicht getrübt und auf Irrwege geführt wurde. Auch ist nicht zu leugnen, daß v. Kupffers Untersuchungen an Reptilien viel sorgfältiger waren als diejenigen an Vögeln (Huhn und Sperling). Bald nach der Arbeit v. Kupffers aus dem Jahre 1882 erschien eine kleine Schrift W. F. R. Weldons über denselben Gegenstand (1883). Die Untersuchungen waren an

---

[1]) Die ersten Entwicklungsvorgänge am Ei der Reptilien. Königsberg 1878. Ich werde nur bei denjenigen Arbeiten Titel und Ort ihres Erscheinens genau zitieren, die im Handbuch von O. Hertwig nicht angeführt sind; für die anderen verweise ich auf die dort enthaltenen Literaturverzeichnisse.

der zoologischen Station in Neapel begonnen und in Cambridge beendet worden; sie bezogen sich auf Lacerta muralis. Weldon teilte mit, daß das Blastoderm am Schlusse der Furchung aus einer oberflächlichen, im allgemeinen eine Zelle dicken Schicht von Epiblastzellen und einer darunter liegenden Schicht (sheet) von „lower layer cells“ bestehe. Diese Schicht (Weldon gebraucht für sie später statt sheet den Ausdruck layer) besteht aus zwei bis drei Lagen großer, unregelmäßiger, dotterbeladener Zellen.

Nun bilde sich in der hinteren Region der Area pellucida ein Primitivstreif (primitive streak), in dessen Bereich die untere Zellschicht vom Epiblast nicht abgegrenzt sei. Am vorderen Ende des Primitivstreifens bilde sich der Blastoporus als eine Grube, die allmählich zu einem Säckchen werde, dessen Boden später durchbreche, so daß sich eine Kommunikation des Urdarms mit der Oberfläche des Keimes ausbilde. Offenbar ist der Primitivstreifen Weldons nichts anderes als die Primitivplatte Wills; letztere Bezeichnung ist entschieden zutreffender. Weldon sagt übrigens ganz richtig, daß die Bildung der Grube bzw. des Säckchens offenbar als eine Einstülpung (invagination) aufzufassen sei, ähnlich der, „die sich bei den Elasmobranchiern finde und speziell auch ähnlich dem von Scott und Osborne beim Triton beobachteten Vorgange“. — Nur nebenbei möge sodann eine Arbeit Balfours über die Frühentwicklung der Lacertilier (19. Bd. des Quart. Journ. of micr. Science), sowie ein kleiner Aufsatz C. K. Hoffmanns im „Niederländischen Archiv der exakten und Naturwissenschaften“ aus dem Jahre 1882 Erwähnung finden. Beide wurden durch v. Kupffers Arbeit weit überholt. Auch die Abhandlungen Strahls aus den Jahren 1881 bis 1884 über die Entwicklung von Lacerta agilis mögen nur kurz berührt werden. So wertvoll sie durch die in ihnen mitgeteilten Tatsachen sind, so waren sie doch in der Deutung derselben nicht glücklich. Strahl war augenscheinlich in seiner Opposition gegen v. Kupffer von den Anschauungen seines Lehrers Lieberkühn (vgl. dessen Auffassung des Canalis „myeloentericus“ und des „Chordakanals“) beeinflußt. — Eine der besten Arbeiten über die uns beschäftigende Frage war diejenige K. F. Wenckebachs über den Gastrulationsprozeß bei Lacerta agilis aus dem Ende des Jahres 1890. Es wurde schon erwähnt, daß diese Arbeit häufig, so namentlich von Hubrecht, dem Lehrer Wenckebachs, dann aber auch von O. Hertwig und anderen, als Beweis für die Theorie, nach welcher

bei den Säugetieren die Gastrulation in zwei Phasen verlaufe, angeführt wird, daß ich mich aber diesem Urteil nicht anzuschließen vermag. Wenckebach hebt zunächst hervor, daß bei Lacerta aus der Furchung eine zweiblätterige Keimscheibe hervorgehe, daß also die Zweiblätterigkeit nicht das Resultat einer Einstülpung, sondern das der Furchung sei. Im Grunde genommen ist dieses Resultat dasselbe, zu dem, wie erwähnt, schon Weldon gelangte. Das zweite Hauptresultat seiner Untersuchungen faßt Wenckebach in die Worte zusammen: „Die Gastrulation findet statt durch Einstülpung des oberen Keimblattes. Aus dem eingestülpten Urdarm wird ein kleiner Teil die Darmwand. In ihrer dorsalen Wand bildet sich die Chorda, neben dieser entwickelt sich das gastrale Mesoderm, und von dem ganzen Umfang des Blastoporus entwickelt sich das peristomale Mesoderm." Das dritte Hauptresultat endlich lautet nach Wenckebach: „Die Bildung von Chorda und gastralem Mesoderm setzt sich kranialwärts in die untere Schicht fort." Es ist nicht ohne Interesse, den Widerspruch zu beachten, der zwischen der Auffassung Hubrechts und Keibels einerseits und Wenckebachs andererseits besteht. Dieser betrachtet die Differenzierung des Keimes in eine äußere und innere Zellschicht als das Resultat der Furchung, Hubrecht und Keibel dagegen halten sie nach ihrer im Jahre 1905 abgegebenen Erklärung für die eigentliche Gastrulation. Wenckebach bezeichnet als Gastrulation einzig und allein die „Einstülpung des oberen Keimblattes"; Hubrecht und Keibel hielten diese ursprünglich für die „zweite Phase" der Gastrulation, glauben aber jetzt, daß sie mit der Gastrulation gar nichts zu tun habe. Trotzdem behauptet aber Hubrecht auch jetzt noch, daß Wenckebach ein Anhänger seiner Theorie sei. Aber noch mehr! Wenckebach läßt einen, wenn auch nur kleinen Teil der Darmwand aus dem eingestülpten Urdarm hervorgehen; Hubrecht und Keibel dagegen müssen, wenn ihre Theorie richtig sein soll, eine solche Beteiligung kategorisch ausschließen. Schon Brachet hat — wie ich glaube, mit Recht — betont, daß, wenn nur ein Teil der Darmwand aus der Wand des eingestülpten Säckchens hervorgehen sollte, die Theorie Hubrechts und Keibels, deren Anhänger er selbst ist, aufgegeben werden müßte. Es wurde schon früher erwähnt, daß Wenckebach die primäre untere Keimschicht als cenogenetisches, die durch Einstülpung entstandene Urdarmwand als palingenetisches Entoderm bezeichnete. — Endlich will ich aus der kleinen, aber inhalt-

reichen Schrift Wenckebachs noch folgenden Satz hervorheben: „Es ist … nicht der Raum, sondern die Wand, die eine Höhle charakterisiert.“ Dieser durchaus richtige Satz gilt auch, wie ich nebenbei bemerken möchte, für die Beurteilung der sogenannten primären Amnionhöhle der Säugetiere.

Nun folgte rasch hintereinander eine Reihe vortrefflicher Arbeiten über die Gastrulation und Mesodermbildung der Schildkröten. In meinen Arbeiten über den Bau und den Ursprung der Extremitäten der Wirbeltiere habe ich hervorgehoben, daß ich die Schildkröten für sehr tiefstehende Formen unter den Reptilien halte und habe die Gründe dieser Auffassung angeführt. Jeder, der entweder selbst die Entwicklung der Schildkröten untersucht oder die Arbeiten anderer darüber aufmerksam gelesen hat, wird zugeben müssen, daß sie in vielen Punkten ganz besonders ursprüngliche Verhältnisse aufweist. Dies scheint mir ganz besonders von Chelonia und Chelydra zu gelten, welch letztere Form bekanntlich Gegenbaur für sehr ursprünglich hielt, und der auch ich auf Grund meiner Untersuchungen des Skeletts eine besonders tiefe Stellung unter den Emyden anweisen möchte. — Die Arbeiten, die in erster Linie in Betracht kommen, sind diejenigen Wills über Chelonia und Cistudo (= Emys) lutaria (1892 und 1893), die Arbeit Mehnerts über Emys lutaria taurica (1892), die Arbeiten Mitsukuris über Chelonia caouana, Trionyx japonicus und Clemmys japonica (1893 und 1894) und endlich die unter der Leitung Marks herausgegebene, aus dem Harvard College stammenden Untersuchungen Gertrud Davenports über den Primitivstreifen und den Chordakanal (Notochordal Canal) von Chrysemys picta, Chelopus insculptus, Ozotheca odorata und vor allem Chelydra serpentina (1896). Aus der letzteren Arbeit möchte ich vor allem die Beschreibung und Abbildung einer Gastrula von Chelydra hervorheben, die mir, wie noch gezeigt werden soll, für die Beurteilung des Hensenschen Knotens und des Primitivstreifens der Säugetiere von Wichtigkeit zu sein scheint. In dem von Davenport beobachteten und abgebildeten Stadium (Tafel I, Fig. 4) stellte der Blastoporus eine quere, an den Enden nach hinten gebogene Spalte dar, die die „Dotterpfropfregion“ (the so called yolk plug region) von vorn und den Seiten umfaßte; von der Mitte dieser queren Spalte zog eine von zwei erhabenen Rändern begrenzte Rinne nach hinten bis an den Rand des Embryonalschildes. Ein ähnliches Bild einer Gastrula von Chelonia hat Mit-

sukuri abgebildet (1893, Tafel VII, Fig. 8). Auch hier war am Hinterende des Embryonalschildes eine quere, mit der Konkavität nach hinten gerichtete Furche vorhanden, von deren Mitte eine Rinne rückwärts lief. Ich will gleich bemerken, daß ich die quere Furche für das Homologon der zuweilen gleichfalls queren Vertiefung auf dem Hensenschen Knoten der Säugetiere, die sagittale Rinne dagegen für das Homologon der eigentlichen Primitivrinne halte.

Aus den 90er Jahren stammen dann noch die Arbeiten L. Wills über die Anlage der Keimblätter beim Gecko (Platydactylus facetanus) (1892) und der Eidechse (Lacerta) (1895). Davon sind diejenigen über Platydactylus schon deshalb die wichtigeren, weil die Geckoniden, wie Will selbst bemerkt (S. 25), tiefer stehen und ursprünglichere Verhältnisse aufweisen als Lacerta, eine Ansicht, die schon von Gegenbaur vertreten wurde. — Die Beobachtungen Wills sind zweifellos gut, und ich finde, daß sie ganz vortrefflich zu meinen Anschauungen passen, ja daß ich sie geradezu als Beweise für dieselben anführen kann. Und doch waren die Deutungen, die er selbst den beobachteten Tatsachen gab, meiner Ansicht nach in den meisten Punkten verfehlt. Es würde mich viel zu weit führen, wenn ich im Detail darauf eingehen wollte; ich müßte fast Seite für Seite vornehmen und kritisieren; auch kann manches von dem, was ich sagen werde, erst ganz verstanden werden, wenn ich meine Beobachtungen über die Entwicklung des Kaninchens auseinandergesetzt haben werde. Nach Will ist die erste Anlage der Primitivplatte beim Gecko (und ebenso auch bei den Schildkröten) sichelförmig. Auf dieser Sichel trete häufig eine seichte Furche, die „Sichelrinne“, auf. Sichel und Sichelrinne vergleicht Will mit den gleichnamigen, zuerst von Koller vom Hühnchen beschriebenen Bildungen. Diese Sichel soll später dadurch, daß ihre Hörner „in andere Bildungen übergehen“ und nur ihre Mitte, der sogenannte „Sichelknopf“, bestehen bleibe, eine rundliche oder ovale Gestalt annehmen. Die rundliche Primitivplatte, die nur einen kleinen Bezirk der Keimscheibenoberfläche einnimmt, nennt Will auch Urmundplatte oder Prostomialplatte. Meiner Ansicht nach wäre es richtiger, von Urmundfeld oder Urmundgebiet zu sprechen. So läßt also Will den Sichelknopf zur Primitivplatte werden. Ich halte diese Ansicht auf Grund meiner Beobachtungen am Kaninchen, bei dem gerade so wie bei den Reptilien und Vögeln eine Sichel vorkommt, für unrichtig. Die Sichel ist sicher nicht gleichbedeutend

mit der Primitivplatte; auch geht diese nicht aus jener hervor; die Sichel gehört vielmehr lediglich dem Hinterrande der Primitivplatte oder des Urmundgebietes des Embryonalschildes an. Das Auftreten dieser Sichel ist das erste Zeichen des Einwucherns des außerembryonalen Mesoderms (nicht des Entoderms). Hier wuchern die Zellen zuerst in die Tiefe und, wenn diese Einwucherung eine besonders lebhafte ist, kann es zur Entstehung einer Rinne — eben der Sichelrinne — kommen. Diese Rinne, die, wie noch gezeigt werden wird, durchaus keine regelmäßige Erscheinung ist, hat mit der viel später auftretenden Einstülpung am Vorderrande der Primitivplatte oder des Urmundgebietes, also mit der äußeren Öffnung des Urdarmsäckchens, gar nichts zu tun. Auch in dieser Beziehung befindet sich Will im Irrtum. Die Sichel oder der Sichelknopf kann lediglich mit dem Endwulst oder dem hinteren Knoten des Primitivstreifens, nicht aber mit dem Hensenschen Knoten verglichen werden, was der Fall sein müßte, wenn die Auffassung Wills richtig wäre. Übrigens hat Will in späteren Stadien zweifellos zwei Bildungen, die gar nichts miteinander zu tun haben, miteinander verwechselt oder für ein und dasselbe gehalten.

Will vergleicht den hinteren Abschnitt der Primitivplatte mit den Dotterpfropf der Amphibien und bezeichnet ihn als „Entodermpfropf"; er soll später sehr in die Länge wachsen und dadurch soll die Primitivplatte zu einem Primitivstreifen werden. Wie aus meinen, die Entwicklung der Säugetiere betreffenden Auseinandersetzungen hervorgehen wird, ist der Vergleich des hinteren Abschnittes der Primitivplatte mit dem Dotterpfropf der Amphibien gewiß richtig. Unrichtig ist aber meines Erachtens die Auffassung des sog. Dotterpfropfes der Reptilien als Entodermpfropfes und die Ansicht, daß die Primitivplatte dadurch, daß sie in die Länge wachse, zum Primitivstreifen werde. Wie dieser entsteht und wie er sich zur Sichel und zum Sichelknopf verhält, wird später noch gezeigt werden. Ebenso wird gezeigt werden, daß der sog. Dotterpfropf der Amnioten unmöglich Entoderm sein kann, sondern Mesoderm ist. — Aber auch hinsichtlich des Schicksals des Urdarmsäckchens und vor allem seiner ventralen Wand kann ich Will nicht beistimmen. Will nimmt an oder stellt sich vor, daß das flache Urdarmsäckchen nahe an seinem peripherischen Rande mit dem Dotterblatt (dem sekundären Entoderm nach Will) verschmelze, und daß dann seine ventrale Wand sowie der

anliegende Teil des Dotterblattes spurlos verschwinde oder „resorbiert" werde. Dieses Verschwinden oder Resorbiertwerden ist aber keineswegs genau genug untersucht; wir wissen davon so gut wie nichts. Gegenüber der Annahme Wills bleibt immerhin die Annahme möglich, daß die ventrale Wand des Urdarmsäckchens, d. h. die Zellen, die sie zusammensetzten, erhalten bleiben, sich aber zurückziehen und auch später Anteil an der Zusammensetzung des Darms nehmen. Obwohl Will von dem Schwunde und der Resorption der ventralen Wand des Urdarmsäckchens spricht, ist doch an seinen Abbildungen nirgends etwas von Kern- und Zellzerfall, von karyolytischen Prozessen u. dgl. zu sehen. Solche könnten Will doch nicht entgangen sein. — Auch was Will über das Mesoderm, die Zeit und Art seiner Differenzierung und die Entstehung des gastralen Mesoderms sagt, halte ich nicht für berechtigt. Ich müßte, um die Deutung Wills zu akzeptieren, annehmen, daß das Mesoderm von Platydactylus eine total andere Bildung sei, als das Mesoderm der von mir daraufhin untersuchten Formen, also das Mesoderm von Hatteria, Emys (= Cistudo), der Ente, dem Huhn und vor allem dem Kaninchen. Aber trotz dieser zahlreichen und tiefen Meinungsverschiedenheiten zwischen Will und mir will ich nochmals betonen, daß ich dessen Arbeiten über die Entwicklung der Reptilien für eine sehr wertvolle Bereicherung unserer Kenntnisse der betreffenden Vorgänge halte; nur muß man Beobachtung und Deutung immer streng auseinanderhalten.

Ungefähr dasselbe gilt von den zahlreichen Arbeiten über die Entwicklung der Schlangen (Kreuzotter und Ringelnatter), die wir Ballowitz verdanken[1]). Ballowitz unterscheidet in der Entwicklung des Blastoporus drei Stadien; im ersten stelle dieser eine quere

[1]) Die Arbeiten Wills, auf die hier Bezug genommen ist, sind sämtlich in dem Kapitel über die Lehre von den Keimblättern von O. Hertwig (Handbuch der Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere) zitiert. Freilich wird über sie in ganz anderem Sinne und von ganz anderem Gesichtspunkte aus geurteilt wie hier. Was die Arbeiten von E. Ballowitz betrifft, so erwähne ich außer den a. a. O. zitierten noch folgende: Die Entwicklungsgeschichte der Kreuzotter (Pelias berus), Jena 1903, Die Gastrulation der Blindschleiche (Zeitschr. f. wiss. Zool., 83. Bd., 1905), Urmundbilder im Prostomastadium des Blastoporus bei der Ringelnatter (Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1902) und Die erste Entstehung der Randsichel, der Archistomrinne und der Urmundplatte am Embryonalschild der Ringelnatter (Zeitschr. f. wiss. Zool., 105. Bd., 1913).

bogenförmige Rinne dar, die ihre Konkavität nach vorn kehre; diesen Blastoporus nennt Ballowitz Archistom und vergleicht ihn mit der von Will bei Reptilien und vorher schon von Koller beim Huhn beschriebenen „Sichelrinne“. Das Archistom gehe dadurch in das Prostom, das zweite Stadium des Blastoporus, über, daß sich die Enden der Rinne nach hinten wenden; das Prostom kehre also seine Konkavität nach hinten. Endlich werde das Prostom zum Metastom, d. h. zu einer sagittalen Rinne, die Ballowitz mit der Primitivrinne der Vögel und Säugetiere vergleicht. Ich halte diese Nomenklatur nicht nur für ganz überflüssig, sondern bin der Ansicht, daß ihr eine ganz falsche Auffassung zugrunde liegt. Meiner Ansicht nach ist es nicht erwiesen, daß bei den Schlangen eine Sichel und Sichelrinne ähnlich wie bei den Vögeln und Säugetieren zur Ausbildung kommt. Ich vermute vielmehr, daß das „Archistom“ Ballowitz' nicht mit der am Hinterende des Embryonalschildes auftretenden Sichelrinne, sondern mit der am Vorderende des Primitivstreifens, also nicht weit entfernt vom Vorderende des Embryonalschildes, auftretenden Einstülpung des Hensenschen Knotens verglichen werden müsse. Daß die Form des Blastoporus bei den Reptilien eine sehr verschiedene sein kann, wissen wir längst; wie verschieden sie zur Zeit, wo die Rinne nach hinten konkav ist, sein kann, hat Ballowitz selbst an der Ringelnatter gezeigt. Daß der Blastoporus selbst noch in den Stadien, in welchen er in ein ansehnliches Urdarmsäckchen führt, mit der Konkavität nach vorn gerichtet sein kann, geht aus den Untersuchungen Davenports und Mitsukuris an Schildkröten hervor. Diesen Beobachtungen ist aber eine um so größere Bedeutung zuzuschreiben, als die Schildkröten zweifellos viel tiefer stehen als die Schlangen. Auch die Art, wie Ballowitz die Primitivplatte entstehen läßt, die „Ein- und Anlagerung von Entodermzellen“, d. h. von Zellen der unteren Schicht, stimmt mit dem, was sonst über diese Vorgänge bekannt ist, nicht überein.

Von besonderer Wichtigkeit scheint mir die schon vor den Ballowitzschen Arbeiten erschienene kleine Abhandlung Wills „Über die Verhältnisse des Urdarmes und des Canalis neurentericus bei der Ringelnatter“ (Biol. Centralblatt 1899) zu sein. Nach Will zeigt der Urdarm hier im Vergleich mit den anderen Reptilien „eine entschiedene Tendenz zur Rückbildung“, „so daß die Schlangen in bezug auf die Urdarmverhältnisse einen sehr schönen Übergang

zu den Säugern und Vögeln bilden" (S. 406). Der letzte Satz ist cum grano salis zu nehmen. Wichtig ist das von Will in Fig. 6 gegebene Querschnittsbild „durch das vordere Drittel eines voll entwickelten Urdarmes", mit dem sich, wie auch Will hervorhebt, ohne weiteres die Querschnittsbilder der Embryonalschilder der Vögel und Säugetiere vergleichen lassen. Nur ist gegenüber den Bildern von Säugetieren hervorzuheben, daß bei den Schlangen die dorsale Wand des Urdarmes dicker ist als die ventrale, während bei den Säugetieren das umgekehrte der Fall ist. Dies hängt mit dem Umstande zusammen, daß bei den Säugetieren die Chorda im Vergleich mit der der Reptilien rudimentär ist, und daß sie schon als rudimentäres Organ angelegt wird. Schon bei anderer Gelegenheit habe ich darauf hingewiesen, daß rudimentäre Organe nicht erst während der späteren Entwicklung rudimentär werden, sondern daß sie bereits als solche angelegt werden (vgl. meine Auseinandersetzungen über den Bau und die Entwicklung der Linse des Maulwurfs und der Fledermäuse in meiner Monographie „Über den Bau und die Entwicklung der Linse").

Endlich erwähne ich von den Arbeiten über die Gastrulation der Schlangen noch die von O. Hertwig gemeinsam mit seinem Schüler N. Gerhardt angestellten Untersuchungen über die Entwicklung der Ringelnatter (vgl. Sitzungsber. d. Berl. Akad. 1901 und Anat. Anz., Nov. 1901). O. Hertwig hat sich, wie schon früher erwähnt wurde, auf Grund dieser Untersuchungen, sowie solcher über die Gastrulation der Eidechsen, der Auffassung Hubrechts und Keibels angeschlossen. Das Paraderm v. Kupffers bezeichnet er als Darmdrüsenblatt und das Urdarmsäckchen als Mesodermsäckchen; er meint, daß das letztere ausschließlich Chorda und Mesoderm hervorgehen lasse und an der Bildung des Darmepithels gar nicht beteiligt sei. Meiner Ansicht nach genügt eigentlich schon ein genaues Studium von Schnitten, wie sie Gerhardt auf S. 257 und 258 der erwähnten, im Anatomischen Anzeiger veröffentlichten Arbeit abbildet, um eine solche Ansicht zum mindesten als höchst unwahrscheinlich erscheinen zu lassen. Es gehört zugleich viel Voreingenommenheit dazu, um zu glauben, daß die dicke ventrale Urdarmwand der Fig. 15 (bei Gerhardt) gar nichts mit der Bildung der ventralen Darmwand zu tun haben sollte.

Zum Schlusse dieser Literaturübersicht erwähne ich noch ein paar Arbeiten über die Keimblätterbildung von Hatteria. Im

Jahre 1899 erschien eine mit zehn Tafeln ausgestattete Abhandlung von Arthur Dendy unter dem Titel: Outlines of the Development of the Tuatara (Sphenodon [Hatteria] punctatus) (Quart. Journ. of micr. Science, Vol. 42, 1899). Ich erwähne sie nur der Vollständigkeit wegen; denn eigentlich tut man ihr zu viel Ehre an, wenn man sie auch nur nennt. Solche Abhandlungen oder Schriften kann ich nicht als „Arbeiten“ bezeichnen; sie dienen nur dazu, Konfusion zu schaffen. Es ist jammerschade um das wertvolle Material, das Dendy in die Hände fiel, und das er ohne die geringste Ahnung von der Wichtigkeit des Gegenstandes verwüstete. Von seinem jüngsten Stadium bildet Dendy einen Schnitt ab, den er für einen Medianschnitt hält, der aber sicher keiner ist. Wenn die Medullarplatten einmal so weit entwickelt sind, wie an der untersuchten Keimscheibe, ist der „Blastoporus“ oder, richtiger gesagt, der Urdarm längst nach unten durchgebrochen. An dem von Dendy abgebildeten Schnitt ist aber die Einstülpung (der Urdarm) noch recht seicht, sowie er auf seitlich von der Mittelebene geführten Schnitten später Gastrulastadien aussieht.

Eigentlich kommt für die Frage der Gastrulation nur dieses durchaus ungenügend untersuchte Stadium in Betracht; alle anderen waren viel zu weit darüber hinaus.

Vom nächsten Stadium, das Dendy beschreibt, besaß er nur eine einzige Keimscheibe. Obwohl ich selbst eine Anzahl junger Hatteriaembryonen untersucht habe, kann ich mich weder an Dendys Beschreibung noch an seinen Abbildungen zurechtfinden. So gibt Dendy an, daß in dem abgebildeten Stadium der Vorderdarm von einem Plattenepithel ausgekleidet und ventralwärts geschlossen sei. Aus meinen Präparaten von Hatteria geht aber hervor, daß erst, wenn sich der zweite Urwirbel zu bilden beginnt, das Kopfende des Embryo so weit abgehoben ist, daß ein blindsackähnlicher Vorderdarm mit vorderer Darmpforte unterschieden werden kann. Nie aber ist das Epithel des Vorderdarms ein einschichtiges Plattenepithel. Ferner ist bei Dendy auf einem Schnitt durch die Mitte des Embryo noch keine Chordaanlage zu sehen, was, wie aus meinen Präparaten hervorgeht, auch falsch ist. Ebenso unrichtig oder zum mindesten höchst ungenau sind die Abbildungen der Schnitte, die den Blastoporus und dessen Umgebung treffen. — Die weiteren, von Dendy beschriebenen Stadien haben mit der Keimblätterbildung nichts mehr zu tun.

In wohltuendem Gegensatz zu dieser Schrift Dendys stehen die „Studien zur Entwicklungsgeschichte der Sauropsiden" von H. Schauinsland[1]). Schon vor der ausführlicheren Publikation über die Entwicklung von Hatteria hatte Schauinsland in einem auf dem V. internationalen Zoologenkongreß in Berlin im Jahre 1901 gehaltenen Vortrag eine Reihe sehr wertvoller Untersuchungen über die ersten Entwicklungsstadien des Chamaeleons mitgeteilt. Im ersten Teil der „Beiträge" (s. unten) fügte er dann eine große Zahl von Abbildungen bei, die, obwohl sie etwas schematisch gehalten sind, doch einen guten Einblick in die von ihm beschriebenen Vorgänge bieten. Von besonderer Wichtigkeit ist die Entwicklung des Amnions, von der Schauinsland mit Recht betont, daß sie „wohl früher erfolgt, wie bei irgend einem anderen Tier, soweit es bis jetzt bekannt ist". Was die Gastrulation betrifft, so lassen die Abbildungen keinen Zweifel darüber zu, daß sie der Hauptsache nach in derselben Weise erfolgt, wie bei den übrigen Sauriern; dies ist deshalb interessant, weil bekanntlich die Chamaeleonten unter den Lacertiliern eine Ausnahmestellung einnehmen und in vielen Punkten ihrer Organisation sehr auffallend von ihnen abweichen. — Dem zweiten Teil seiner „Beiträge" schickt Schauinsland einen kurzen Text voraus, in welchem er die Gastrulation und Mesodermbildung der Reptilien zusammen mit der der Vögel bespricht. Er selbst legt den Hauptnachdruck auf die Beschreibung und die Abbildungen seiner Präparate. Dieser Arbeit Schauinslands waren schon im Februar 1899 seine „Beiträge zur Biologie und Entwicklung der Hatteria nebst Bemerkungen über die Entwicklung der Sauropsiden" (Anat. Anz., 15. Bd.) vorausgegangen, in denen die Darstellung der Gastrulation und Mesodermbildung in erster Linie stand. Die jüngsten von Schauinsland untersuchten Stadien zeigten ein „sehr regelmäßig ausgebildetes Embryonalschild" mit quergestelltem Urmund und ziemlich langem, ventralwärts gegen den Dotter offenem Urdarm. „An der Unterlippe der ventralen Urdarmöffnung" findet er einen „Knopf", den er für eine Entodermbildung hält und wohl mit Recht mit einer ähnlichen von Mitsukuri und Ishikawa bei Trionyx beobachteten Bildung vergleicht. Die Primitivplatte der Reptilien hält er für eine rein ektodermale Bildung. Seine Worte lauten: „Auch bei den Reptilien (Schauinsland hat zuerst den Primitivstreifen der Vögel

[1]) Enthalten in den „Beiträgen zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere" (Zoologica, 16. Bd., 1903).

besprochen) stammt das Mesoderm aus einem Primitivstreifen (oder einer Primitivplatte) ab. Derselbe ist bei ihnen ebenfalls ektodermaler Natur.“ Und weiter heißt es: „Am Primitivstreifen (nebst Sichel) der Sauropsiden kommt häufig auch eine Primitivrinne (und Sichelrinne) zur Ausbildung, als Zeichen einer besonders lebhaften Wucherung seiner Zellen zur Bildung des Mesoderms.“ Wie bei den Vögeln finde sich auch bei den Reptilien ein Kopffortsatz und wie dort, sei er auch hier rein mesodermaler Natur. Die Chorda sei in beiden Fällen weiter nichts als der mediane Teil des vor dem Primitivstreifen befindlichen mittleren Keimblattes. Chorda und Kopffortsatz seien identisch. „Der anfangs solide Kopffortsatz der Reptilien wird bald in seinem caudalen Abschnitt hohl, weil eine Einstülpung, welche sich an seinem hintersten Ende (das gleichbedeutend ist mit dem vordersten Abschnitt der Primitivplatte) ausbildet, in ihn hineindringt. Dieselbe ist als ‚Urdarm‘ der Reptilien aufzufassen und besitzt in vielen Fällen noch eine bedeutende Größe; später bricht sie nach unten durch.“ Und nun folgen zum Schlusse folgende Sätze: „Sämtliche Wucherungen und Einstülpungen vom Primitivstreifen aus einschließlich der Sichel und des Hensenschen Knotens kann man als Gastrulation auffassen; durch sie wird bei den Sauropsiden aber nur Mesoderm geliefert. Es ist daher auch gerechtfertigt, wenn man die Einstülpungen in dem caudalen Teil des Kopffortsatzes nicht als Urdarm, sondern als ‚Mesodermsäckchen‘ (O. Hertwig) bezeichnet“ (Beiträge, S. 102 und 103). Somit schließt sich Schauinsland, ohne dies zu sagen, der Theorie Hubrechts und Keibels an; indessen spricht er nicht von zwei Phasen der Gastrulation. Ein eigentümliches Geschick hat es gefügt, daß Hubrecht und Keibel zwei Jahre nach dem Erscheinen des großen Werkes Schauinslands gerade diejenigen Vorgänge, die dieser als Gastrulation zusammenfaßte, nicht mehr als Gastrulation gelten ließen. Die Gastrulation der Sauropsiden ist nach den beiden genannten Forschern etwas total anderes, als die Gastrulation nach Schauinsland. Ganz dasselbe gilt, wie wir gesehen haben, auch von der Auffassung Wenckebachs.

Was nun meine eigene Auffassung der Gastrulation der Reptilien betrifft, so stützt sie sich in erster Linie auf meine Beobachtungen von Emys lutaria und Hatteria punctata, also auf die Untersuchung von Formen, denen zweifellos eine große phylogenetische Bedeutung zukommt. Allerdings war die Gastrulation in beiden

Fällen schon über die Anfangsstadien hinaus, indem das Urdarmsäckchen bereits gegen den Dotter durchgebrochen war. Die Embryonen von Emys zeigten auf dem Medianschnitt ein Verhalten, das sich am besten mit dem von Mitsukuri in seiner Arbeit über die Gastrulation von Chelonia auf Tafel VIII, Fig. 18, abgebildeten vergleichen läßt. Die Sagittalschnitte von Hatteria glichen den von Schauinsland auf Tafel 44 seines Werkes abgebildeten Präparaten, abgesehen freilich von gewissen Unterschieden, die von durchaus wesentlicher Bedeutung sind, die ich aber als Fehler des Zeichners bezeichnen möchte. Jüngere Embryonen von Hatteria, als die von Schauinsland und mir untersuchten sind bisher nicht gefunden worden. Mir fehlt also, ebenso wie Schauinsland, die Kenntnis jener Stadien, die der Einstülpung und dem Durchbruch des Urdarmsäckchens vorausgehen. In dieser Beziehung muß ich mich also auf die von anderen Beobachtern untersuchten und beschriebenen Formen verlassen.

Ich nehme nun zunächst wieder, wie beim Amphioxus und den Amphibien, an, daß die Furchung eine determinierte sei, daß also schon in einem verhältnismäßig frühen Stadium die prospektive Bedeutung und prospektive Potenz der einzelnen Zellen eine verschiedene sei. Ich nehme an, daß eine Zelle, welche lediglich Material zur Chordabildung enthält, nicht nachträglich noch zu einer Nervenzelle oder zu einer Zelle des Darmepithels werden kann. In dem unter anderem von Weldon beschriebenen Stadium der zweischichtigen oder zweiblätterigen Keimscheibe sind also meiner Annahme nach nicht bloß die beiden Schichten als solche ihrer Bedeutung und Potenz nach voneinander verschieden, sondern innerhalb derselben gibt es wieder abgegrenzte, differente Bezirke. Ich halte es vor allem für fehlerhaft, die beiden Schichten, wie dies fast immer geschieht, als äußeres und inneres Keimblatt zu bezeichnen, sondern ziehe es vor, einfach von äußerer und innerer Keimschicht zu sprechen, da mit dem Ausdruck „Keimblatt" schon eine ganz bestimmter organgenetischer Begriff verbunden ist. Die innere Keimschicht wird später der Hauptsache nach oder vielleicht ganz außerembryonales Entoderm, die äußere ist keineswegs, wie es fast ausnahmslos heißt, Epiblast oder Ektoderm (man spricht bekanntlich fast stets von Schildepiblast oder Schildektoderm), sondern sie enthält, soweit der Embryonalschild reicht, bereits die Anlagen der Epidermis, des Nervensystems, der Chorda, des embryonalen Entoderms und des

gesamten, also sowohl des embryonalen als des außerembryonalen Mesoderms. Mit Ausnahme der Anlagenbezirke der Epidermis und des Nervensystems, welche zusammen das Ektoderm oder den Epiblast darstellen, bilden alle Anlagen der äußeren Keimschicht des Schildes zusammen die Primitivplatte, eine rundliche oder ovale Platte am hinteren Rande des Schildes. Das Ektoderm des Schildes, in welchem, wie gesagt, die Anlagen des Nervensystems und der Epidermis des Embryo vereinigt sind, ist schon von der Zeit der ersten Differenzierung des Schildes an durch seine Struktur von dem außerembryonalen Ektoderm verschieden. Dieses außerembryonale Ektoderm nimmt vor allem Anteil an der Bildung des Amnions und der serösen Hülle; es liegt außerhalb des Schildes, hat also mit diesem selbst nichts zu tun. Da nun die äußere Keimschicht des Schildes den ganzen oder fast den ganzen Embryo liefert, während die innere, wenn überhaupt, nur einen verhältnismäßig geringen Teil des Darmepithels und seiner Anhänge bilden hilft, und im übrigen nur außerembryonale Organe, vor allem die innere Wand des Dottersackes aus sich hervorgehen läßt, so kann man sie kurz als Embryoblast bezeichnen. Dieser ist also gleichbedeutend mit dem, was die Autoren fast durchwegs als Epiblast oder Ektoderm des Schildes bezeichnen.

Im Zusammenhang mit der mächtigen Ausbildung des Nahrungsdotters hat also schon frühzeitig eine Sonderung in embryonale und außerembryonale Zellmassen stattgefunden. Zu den letzteren gehören zunächst das außerhalb des Schildes befindliche, aus niedrigen Zellen bestehende Ektoderm und ferner die ganze oder doch der größte Teil der unteren Keimschicht, die phylogenetisch, wie schon von vielen Seiten hervorgehoben wurde, vom Entoderm des Embryo abzuleiten ist und in erster Linie die Aufgabe übernommen hat, den Dotter zu verflüssigen und zu resorbieren. Zu diesen beiden außerembryonalen Zellmassen kommt später noch eine dritte, nämlich derjenige Teil des Mesoderms, der sich an dem Aufbau des Amnion, der serösen Hülle, der Allantois und des Dottersackes beteiligt. Dieser Teil des Mesoderms leitet sich einzig und allein aus dem hinteren Teil der Primitivplatte ab, während das embryonale Mesoderm die Seitenteile derselben bildet. Man kann also schon am Mesodermbezirke der Primitivplatte einen vorderen embryonalen und einen hinteren außerembryonalen Abschnitt unterscheiden. Stets ist zu bedenken, daß bei sämtlichen Amnioten — vor allem aber

wegen der Ausbildung einer Placenta bei den Säugetieren — eine ungeheure Menge von außerembryonalem Zellmaterial geliefert werden muß, und daß dieses Material zum Teil schon in den frühesten Stadien der Entwicklung benötigt wird. — Ich habe nebenan in die Umrisse eines Schildes eines Reptils die einzelnen Anlagenbezirke eingetragen. Das von * bis ** reichende ovale Feld (P) stellt die Primitivplatte oder das Urmundgebiet dar; es nimmt das Hinterende des Schildes ein und besteht aus den Anlagenbezirken der Chorda (C), des Mesoderms (M) und des embryonalen Entoderms (En). Die gegenseitigen Lagebeziehungen dieser Bezirke sind der Hauptsache nach dieselben, wie bei den Amphibien und den Ascidien (Cynthia). Der interessanteste Unterschied betrifft den Mesodermbezirk, in dem dieser, wie aus den auf die Gastrulation folgenden Entwicklungsstadien geschlossen werden muß, hinten, also im Bereiche seines außerembryonalen Abschnittes, mächtiger ist als bei den Anamniern und Ascidien. Es hängt dies sicher mit der Ausbildung der embryonalen Anhangsorgane der Reptilien zusammen, die den tiefer stehenden Anamniern fehlen. Das Urmundgebiet oder die Primitivplatte ist also keineswegs als Ektoderm aufzufassen, und es ist daher durchaus verfehlt, zu sagen, die Chorda, das embryonale Entoderm oder das Entoderm des Urdarmsäckchens und das Mesoderm seien ektodermale Bildungen. Das wäre gerade so verfehlt, wie wenn man das ganze Blastoderm eines Amphioxus oder einer Cynthia als Ektoderm bezeichnete. Ein Blick auf die Blastula einer Cynthia läßt das Fehlerhafte einer solchen Auffassung sofort erkennen. — Was das Ektoderm des Schildes betrifft, so gliedert es sich in die Anlagenbezirke der Epidermis des Embryo und ihrer Anhänge (Ect′) und die Anlage des Nervensystems (N). Die äußere Umgrenzung des Bezirkes des Nervensystems ist in der Figur ziemlich willkürlich gezogen. Die bisher über die Entwicklung der Reptilien vorliegenden Angaben lassen keinen bestimmten Schluß darüber zu, wie weit der Anlagenbezirk des Nervensystems

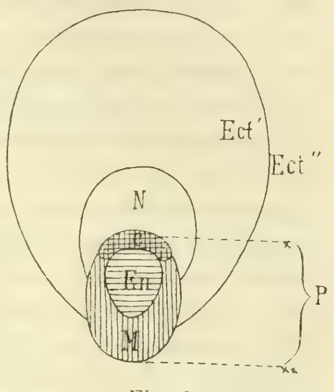


Fig. 9.

Anlagenbezirke eines Reptils. P Urmundregion oder Primitivplatte, Ect′ embryonales und Ect″ außerembryonales Ectoderm (Epidermis und ihre Derivate); sonst wie Textfigur 8.

zur Zeit der ersten Differenzierung des Schildes reicht. — Nach außen von dem embryonalen Ektoderm, das bloß innerhalb des Schildes vorhanden ist, und nach außen von der Primitivplatte, soweit diese den Hinterrand des Schildes bildet, folgt das außerembryonale Ektoderm (Ect''), das sich allmählich mehr und mehr über den Dotter ausbreitet. Unter dem Schild und unter dem außerembryonalen Ektoderm liegt die untere Keimschicht, aus der später, indem sich ihre Zellen zu einer dünnen einschichtigen Platte aneinanderordnen, das Paraderm oder Dotterblatt wird. Wie erwähnt, ist es nicht auszuschließen, daß das Paraderm, insoweit es unter der Mitte des Schildes liegt, in geringer Ausdehnung Anteil an dem Aufbau des embryonalen Darmes nimmt. Der größte Teil der Wand des letzteren leitet sich aber jedenfalls von dem kleinen Entodermfeld der Primitivplatte ab. — Und nun will ich das Gesagte auf einige der über die Entwicklung der Reptilien vorliegenden Untersuchungen anwenden und die Anlagenbezirke des Keimes in die Zeichnungen mit den gleichen Farben eintragen, wie dies früher bei Cynthia, dem Amphioxus und dem Axolotl geschehen ist. Fig. 15, Tafel II, zeigt nach Will einen Medianschnitt durch eine Keimscheibe von Platydactylus mit beginnender Urdarmeinstülpung[1]). Meine Auffassung ist nun aber von derjenigen Wills recht erheblich verschieden. Will bezeichnet den abgebildeten Schnitt als „Sagittalschnitt durch den in Fig. 8, Tafel I (bei Will) abgebildeten Embryo mit Sichel und Sichelrinne". Der zitierte Embryo zeigt in Oberflächenansicht am Hinterende des Schildes in geringer Entfernung von dessen Rande eine mit der Konkavität nach vorn gerichtete Furche, die Will für eine „Sichelrinne" hält. Die in Oberflächenansicht heller erscheinende Umgebung dieser Furche hält er für die „Sichel". Ich habe die von Koller an Hühnerkeimscheiben entdeckte Sichel an Kaninchenkeimscheiben, wo sie gleichfalls vorkommt, genau untersucht. Schon van Beneden hat ganz richtig angegeben, daß die Kollersche Sichel am Hinter-

[1]) Es ist bloß der mittlere Teil der Willschen Abbildung, der uns hier allein interessiert, wiedergegeben mit der Primitivplatte und ihrer nächsten Umgebung. Zugleich ist das Bild umgedreht, so daß das Vorderende nach links, das Hinterende nach rechts sieht. Es ist dies deshalb geschehen, um den Vergleich mit den Sagittalschnitten durch die in den Fig. 9, 11 und 13 dargestellten Blastulae der Cynthia, des Amphioxus und des Axolotls zu erleichtern.

rande der Keimscheibe auftritt. Auf ihr kann, wenn die Wucherung des Mesoderms, die hier stattfindet, eine besonders lebhafte ist, eine Rinne, eben die Sichelrinne Kollers, auftreten. In der Mehrzahl der Fälle kommt es aber, obwohl die Sichel selbst eine ganz konstante Bildung ist, nicht zur Entwicklung einer Rinne. Dagegen erscheint schon sehr frühzeitig alsbald nach dem Auftreten der Sichel in ihrer Mitte eine Verdickung. Diese ist der Sichelknopf (Endknopf, Endwulst Köllikers, noeud postérieur van Benedens), und von ihm wächst alsbald die hintere Hälfte des Primitivstreifens nach vorn. Die Sichel mit dem Sichelknopf und der von diesem ausgehende Abschnitt des Primitivstreifens gehören der Pars triangularis des Schildes (van Beneden) an, der später entstehende Hensensche Knoten (oder vordere Knoten) und die vordere Hälfte des Primitivstreifens der Pars circularis. Auf dem Hensenschen Knoten tritt später eine Einstülpung auf, welche nach vorn in den Kopffortsatz führt. Nur diese Einstülpung ist mit der Urdarmeinstülpung der Reptilien zu vergleichen; sie hat mit der Sichelrinne nicht das Geringste zu tun. Man muß immer zwischen den Vorgängen, denen eine phylogenetische Bedeutung innewohnt, und denen, die lediglich Wachstumsvorgänge sind und eine rein mechanische, keine phylogenetische Bedeutung besitzen, streng unterscheiden. Die in den Kopffortsatz führende Einstülpung des Hensenschen Knotens besitzt eine große phylogenetische Bedeutung; sie ist Urdarmeinstülpung. Die Sichelrinne, falls eine solche auftritt, ist von ganz sekundärer Bedeutung und hängt lediglich mit der mächtigen Wucherung des außerembryonalen Mesoderms zusammen. Von allen diesen Dingen wird später noch die Rede sein. Ich mußte sie hier erwähnen, um meine Stellungnahme gegen Will zu rechtfertigen.

Wenn nun wirklich bei den Reptilien, speziell beim Gecko, eine Sichelrinne vorkommt, so dürfte sie der Rinne entsprechen, die Will auf seiner Tafel I, Fig. 1, von der Keimscheibe eines Gecko zeichnet. Will selbst ist der Ansicht, daß hier eine Sichelrinne vorhanden gewesen sei. Nun aber bietet die Abbildung mancherlei Schwierigkeiten; sie zeigt die Primitivplatte vor der Mitte des Schildes, was mir ganz und gar unverständlich ist. In dem Schild der Fig. 3 dagegen hat sie die typische Lage am Hinterende; aber die Fig. 2 läßt nichts erkennen, was die Fig. 1 und 3 verbinden könnte. Es ist dies ein Punkt, der noch der Aufklärung bedarf. Die offenbar sehr

naturgetreuen Abbildungen von Mitsukuri, welche eine größere Zahl von Keimscheiben von Chelonia caouana während der Gastrulation zeigen, lassen, wie mir scheint, keinen Zweifel darüber zu, daß die Einstülpungsöffnung anfangs mit der Konkavität nach vorn, dann aber nach hinten sieht. Ganz dasselbe scheinen mir auch einige Abbildungen Wills von der Eidechse zu zeigen. Nun sprechen die Abbildungen von Geckokeimscheiben in demselben Sinne, und ich kann daher nicht glauben, daß die Bildungen, die Will als Sichel und Sichelrinne bezeichnet, irgend etwas mit den gleichnamigen Gebilden der Vögel und Säugetiere zu tun haben. Die Vertiefung, die der Medianschnitt von Fig. 15, Tafel II, zeigt, kann also nicht als Sichelrinne, sondern nur als Urdarmrinne bezeichnet werden. Aber nicht bloß in der Deutung der erwähnten Rinne, sondern auch in der der Zellkomplexe, die die Primitivplatte zusammensetzen, kann ich Will nicht folgen. Die Primitivplatte reicht von * bis ***. Vor * liegt das Ektoderm des Schildes, und zwar dessen Nervenbezirk, hinter *** folgen die flachen Zellen des außerembryonalen Mesoderms, die nicht mehr dem Schilde angehören. Diese Stelle bezeichnet also den Hinterrand der Primitivplatte und zugleich des Schildes. Die ersten Zellen hinter * (hellblau) stellen meiner Ansicht nach die Chordaanlage vor; darauf folgt (dunkler blau) die Anlage des embryonalen Entoderms und hinter der tiefsten Stelle der Einsenkung die Anlage des Mesoderms (rot). Unterhalb der Primitivplatte, zum Teil nicht scharf von ihr getrennt, liegen die Zellen der primitiven unteren Keimschicht, die lower layer cells der englischen Autoren, die sich später zum Paraderm zusammenordnen.

Wir wenden uns nun zur Betrachtung des in Fig. 16, Tafel II, abgebildeten Schnittes. Bei diesem Embryo stand, wie Will schreibt, „der Urdarm auf der Höhe seiner Entwicklung, ohne daß der Durchbruch nach unten bereits eingesetzt hat“ (S. 158). Der Schnitt führt etwas schief durch die Keimscheibe und zeigt uns die Mitte des Urmundes. Auf den benachbarten Schnitten, auf denen der Urmund keine Ausmündung zeigt, erscheint das Darmsäckchen infolge der schiefen Richtung der Schnitte mehr als doppelt so lang. „Die histologische Struktur hat etwas gelitten“, weshalb man von derselben absehen möge. Im übrigen aber ist das Bild leicht verständlich. Wir begegnen derselben Folge der Anlagenbezirke wie bei einem Amphioxus oder einer Ascidie; nur findet sich unterhalb der Keimscheibe oder des Schildes und darüber hinaus, also auch unterhalb

des embryonalen Ektoderms der Parablast oder das Dotterblatt, so daß also das Lumen der Urdarmsäckchen von der Oberfläche des Dotters durch zwei Zellschichten — nämlich der ventralen Wand des Darmes und dem Dotterblatt — getrennt ist.

Endlich teile ich noch in Fig. 14, Tafel II, das Bild eines Medianschnittes einer Keimscheibe von Chelonia caouana nach Mitsukuri mit. Das Bild zeigt eine Gastrula mit ventral noch geschlossenem Urdarmsäckchen[1]). Die Abbildungen von Mitsukuri scheinen mir aus zwei Gründen besonders bemerkenswert zu sein. Erstens sind sie offenbar sehr naturgetreu und zweitens hat Mitsukuri auch den Dotter mitgeschnitten und mitgezeichnet. Ich möchte nun die Aufmerksamkeit auf zwei Punkte lenken: Auf die Dicke der dorsalen Urdarmwand und auf den gänzlichen Mangel eines Paraderms im Sinne v. Kupffers. An der dorsalen Urdarmwand haben sich nur die unmittelbar über dem Lumen des Urdarms gelegenen Zellen, die sicher bei der Gastrulation mit eingestülpt worden sind, zu einem Zylinderepithel aneinander gereiht, während über ihnen, also unterhalb des Schildektoderms, wie aus den ziemlich zahlreichen Zellkernen hervorgeht, noch Zellen liegen, die sich noch nicht in die Reihe der Epithelzellen eingeordnet haben, aber doch mit ihnen untrennbar verbunden sind. Ganz besonders interessant scheint mir aber, daß die Zellen der unteren Keimschicht, soweit sie noch keine Verbindung mit der Wand des Urdarmsäckchens gefunden haben, augenscheinlich keine Neigung zeigen, ein Paraderm im Sinne v. Kupffers, also eine aus Plattenepithelzellen bestehende Membran, zu bilden. (Auf die ganz schematischen Abbildungen Mehnerts über die Gastrulation von Emys lutaria taurica gehe ich hier nicht ein.) Nun sieht man schon seit langem die Schildkröten für besonders tiefstehende Reptilien an, und speziell die Cheloniden (Chelonia, Thalassochelys und Dermochelys) halte ich, wie ich an anderem Orte ausführlich begründet habe, für besonders tiefstehende Formen. Sie sind die einzigen Synapsiden, nach der Einteilung Osborns, unter den rezenten Reptilien, und es muß daher ihrem Verhalten in anatomischer und entwicklungsgeschichtlicher Beziehung große Beachtung geschenkt werden. Es wäre also ganz wohl denkbar, daß sich die Schildkröten durch den Mangel eines Paraderms in Beziehung auf ihre Entwicklung und vor allem auch in Beziehung auf ihre

[1]) Die kleine Lücke ganz vorn ist sicher Artefakt und fehlt auf drei anderen Bildern von Schnitten aus ungefähr demselben Stadium.

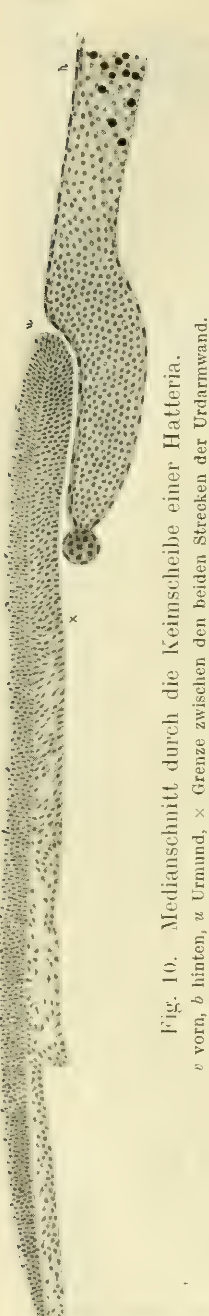


Fig. 10. Medianschnitt durch die Keimscheibe einer Hatteria.
v vorn, *b* hinten, *u* Urmund, × Grenze zwischen den beiden Strecken der Urdarmwand.

Gastrulation in die Mitte stellten zwischen die Amphibien und Reptilien. Leider sind von Hatteria die jüngsten Stadien der Gastrulation noch nicht bekannt. Da Hatteria der einzige lebende Vertreter der Rhynchocephalen ist, die zweifellos die tiefste Stellung unter den Diapsiden Osborns einnehmen, so wäre es immerhin denkbar, daß auch bei ihr, ähnlich wie bei den Schildkröten, ein Paraderm im Sinne v. Kupffers fehlte. — Wie schon früher mitgeteilt, zeigten die jüngsten Keimscheiben von Hatteria, die Schauinsland und ich untersuchten, den Urdarm schon ventralwärts gegen den Dotter durchgebrochen. Da augenscheinlich bisher keiner der Forscher, die Hatteriaeier gesammelt haben, jüngere Stadien als solche mit offenem Urdarm fanden, liegt die Vermutung nahe, daß die Eier erst in einem Zustand abgelegt werden, in welchem das Urdarmsäckchen durchgebrochen ist. Ich halte es trotz der verdienstvollen Arbeit Schauinslands nicht für überflüssig, eine Zeichnung einer Keimscheibe aus dem jüngsten von mir untersuchten Stadium mitzuteilen[1]). Die nebenstehende Figur 10 zeigt einen Medianschnitt durch eine der drei jüngsten Hatteriakeimscheiben, die mir zu Gebote standen. Ich habe die Figur, da die Schnitte ein klein wenig schief zu verlaufen schienen, aus mehreren Bildern kombiniert, also in sie auch Dinge eingetragen, die erst auf anderen, benachbarten Schnitten zu sehen sind. Dahin gehört in erster Linie der Knopf am Vorderende des Urdarmkanals, welch letzterer die Keimscheibe durchbohrt, und von dem gleich noch die Rede sein wird. — Der

[1]) Ich verdanke die untersuchten Hatteriaembryonen Waldeyer, der mir einige der von Thilenius im Jahre 1898 gesammelten Keimscheiben zur Untersuchung überließ. Thilenius unternahm damals seine Reise mit Unterstützung der Kgl. Preuß. Akademie der Wissenschaften.

Schild, oder wie man ganz gut auch sagen kann, die Keimscheibe, reicht von *v* bis *h*; bei *h* beginnt das außerembryonale Ektoderm. Mit *u* ist der Urmund bezeichnet. Die Strecke von der vorderen Urmundlippe bis zum hinteren Rande des Schildes stellt die Primitivplatte dar. Das außerembryonale Ektoderm besteht aus zwei Lagen flacher Zellen, von denen sich die oberflächlichen durch ihre sich sehr intensiv färbenden Kerne und ihre platte Gestalt auszeichnen. Diese oberflächliche Zellschicht ist schon Schauinsland aufgefallen, und er hat mit Recht betont, daß „das die Zellen sind, welche später noch mehr an Größe zunehmen und die äußere Bekleidung der serösen Hülle bilden". Daraus hat Hubrecht den naheliegenden Schluß gezogen, daß diese Zellschicht eine dem „Trophoblast" der Säugetiere homologe Bildung sei. Schauinsland hat überdies, wie aus seinen Abbildungen hervorgeht, gesehen, daß sich diese merkwürdige Zellschicht von hinten her auf die Primitivplatte fortsetzt. Dagegen hat er übersehen, daß sie von der Primitivplatte aus in den Urmundkanal eindringt, um dessen Boden zu überziehen; ja, sie überzieht sogar den von Schauinsland entdeckten „Knopf" am vorderen und zugleich ventralen Ende dieses Kanals. Schauinsland bezeichnet diesen Knopf als „Entodermknopf" und vergleicht ihn, wie schon erwähnt, mit einer ganz ähnlichen, von Mitsukuri und Ishikawa bei Trionyx japonicus beschriebenen Bildung. Ich bemerke dazu, daß ich an meinen Serien von Emyskeimscheiben keinen derartigen Knopf sehen kann; auch Mehnert und Will haben hier keinen gesehen. Meine Hatteriapräparate lassen nun aber kaum einen Zweifel darüber zu, daß nicht bloß der äußere Überzug des Knopfes, sondern der ganze Knopf ektodermaler Natur ist, und das gleiche scheint merkwürdigerweise auch vom „Dotterpfropf" späterer Stadien zu gelten. Die zentralen Zellen des Knopfes zeigen ebenso wie später die des Pfropfes ein sehr eigentümliches Aussehen. Sie enthalten sehr intensiv sich färbende chromatische Körner, Krümel und Schollen, die vielleicht auf eine Karyolyse zu beziehen sind. Mit Dotterkörnern haben diese Gebilde nichts zu tun. In der Nähe der dorsalen hinteren Eingangsöffnung des Urmundkanales ist der erwähnte ektodermale Überzug sehr schmal, bedeckt also nicht die seitlichen Ränder des Bodens des Kanales; er wird aber alsbald nach unten zu breiter. Nach dem Gesagten finde ich, daß der Urmundkanal an seiner hinteren Wand und seinem Boden von einer besonders charakterisierten einfachen Zellschicht

überzogen ist, die eine unmittelbare Fortsetzung der äußeren Lage des außerembryonalen Ektoderms zu sein scheint. — Die mächtige Zellmasse unterhalb der den Boden des Urdarmkanales überziehenden Zellschicht ist zweifellos peristomales Mesoderm. Dieses setzt sich von hinten nach den Seiten fort und bildet hier die Seitenwand des Urdarmkanales. Von der unteren Fläche dieser mächtigen Zellmasse löst sich alsbald, vielleicht schon dicht hinter dem Knopf, das außerembryonale Entoderm los, das weiter hinten zum Dotterentoderm wird.

Das embryonale Ektoderm oder Schildektoderm wird von Schauinsland als „eine dicke, aus mehreren Lagen länglicher Zellen bestehende Platte" beschrieben. Diese Platte läßt er auf den Zeichnungen aus etwa drei Lagen von Zellen bestehen. Diese Darstellung ist sicher unrichtig; es handelt sich hier um ein mehrreihiges, aber einschichtiges Cylinderepithel. Die rundlichen oder ovalen Kerne sind kleiner als sie bei Schauinsland gezeichnet sind und liegen oft in vier bis fünf Reihen übereinander. Zwischen diesen rundlichen Kernen gibt es noch längliche, die sich sehr intensiv färben, und die auch Schauinsland gesehen hat. Außerdem findet man aber auch Übergänge zwischen beiden Arten von Kernen, und ich glaube daher diesem Verhalten keine besondere Wichtigkeit beilegen zu sollen. Die schmalen, dunkleren Kerne des embryonalen Ektoderms stellen also wohl nicht eine besondere Art von Zellen dar. Für die Einschichtigkeit des Epithels ist vor allem die Lage der Mitosen beweisend. Schon in meiner Monographie über den Bau und die Entwicklung der Linse, dann noch an anderen Orten, habe ich darauf aufmerksam gemacht, daß in einem einschichtigen Cylinderepithel die Zellkerne, sobald sie sich zur Teilung anschicken, in die Nähe der freien Seite des Epithels rücken. Nie trifft man eine Mitose in der Nähe der basalen Seite eines einschichtigen Epithels. Dies zeigt sich sehr klar bei der Entwicklung der Linse und das gleiche gilt auch vom Schildektoderm von Hatteria.

An der vorderen Urmundlippe schlägt sich bekanntlich das Ektoderm, und zwar der Anlagenbezirk des Nervensystems, in das Entoderm (im weiteren Sinne des Wortes) um. Als Entoderm im weiteren Sinne fasse ich, entsprechend den Verhältnissen bei den Ascidien und dem Amphioxus, die Anlagenbezirke der Chorda, des Darmepithels oder des Entoderms im engeren Sinne und des Mesoderms zusammen. Von den gegenseitigen Lagebeziehungen dieser Anlagenbezirke in der Primitivplatte war bereits die Rede.

Auf Medianschnitten durch das Urdarmsäckchen sieht man also das Schildektoderm in den Anlagenbezirk der Chorda übergehen. Wie weit dieser nach vorne reicht, ist in diesem Stadium schwer zu entscheiden. Jedenfalls haben wir am Entoderm von der dorsalen Öffnung des Urmundkanales an nach vorne zu zwei Strecken zu unterscheiden, die, wenn sie auch ineinander übergehen, doch deutlich voneinander verschieden sind. Die hintere, ungefähr bis zu der mit × bezeichneten Stelle reichende Strecke besteht aus sehr dicht gedrängten Zellen, deren Kerne zu vieren oder fünfen übereinander liegen. Die Mitosen liegen zumeist an der nach unten gerichteten, also freien Seite des Epithels. Die vordere, zu dieser Zeit längere Strecke des Entoderms, zeigt ein ganz anderes Aussehen; sie besteht aus locker aneinander gefügten Zellen, von denen nur die ganz unten gelegenen epithelialen Charakter tragen, während die übrigen zu lockeren, schief von hinten und unten nach vorn und oben verlaufenden Strängen aneinandergefügt sind. Mitosen trifft man hier ziemlich gleich oft in der untersten Schicht und davon entfernt.

Ich halte die hintere, kürzere Strecke mit den dichtgedrängten Kernen für den eingestülpten Teil des Entoderms, also für den Teil, der aus der dorsalen Wand des Urdarmsäckchens und in weiterer Instanz aus dem Embryoblast hervorgegangen ist, die vordere, längere, locker gewebte dagegen für den Teil, der aus der ursprünglichen „unteren Keimschicht“ entstanden ist. Ob und inwieweit derselbe an der Organbildung des Embryo beteiligt ist, kann nach den bisher vorliegenden Untersuchungen nicht entschieden werden; jedenfalls kann nach dem heutigen Stand unserer Kenntnisse eine solche Beteiligung nicht ausgeschlossen werden. Nach dem Gesagten hat das Entoderm einen ganz anderen Charakter, als ihn die Figuren Schauinslands zeigen.

Was endlich noch die Mitosen in dem hinter und unter dem Urmundkanal gelegenen peristomalen Mesoderm betrifft, so findet man sie allenthalben innerhalb der mächtigen Zellmasse zerstreut; eine bestimmte Lagerung oder Gruppierung ist nicht zu erkennen.

Ganz ähnliche Bilder zeigen meine Präparate von Emys lutaria. Auch hier kann man sehen, wie sich die äußere Schicht des außerembryonalen Ektoderms, die durch die plumpen, auffallend stark tingierbaren, fast pyknotischen Zellkerne charakterisiert ist, von hinten her auf die Primitivplatte vorschiebt und in den Urdarmmundkanal eindringt. Sie erreicht aber hier nicht sein unteres Ende

und vor allem fehlt der Knopf, der bei Hatteria regelmäßig vorkommt. Das Entoderm läßt dieselben zwei Strecken unterscheiden wie bei Hatteria. Was dort von der Verteilung der Mitosen gesagt wurde, gilt auch für Emys.

Fassen wir alles über die Reptilien Mitgeteilte zusammen, so dürfen wir sagen: Gewiß wird über die Gastrulation der Reptilien noch viel gearbeitet werden müssen, bevor wir volle Klarheit haben werden; immerhin aber ist ein guter Anfang gemacht, und diesen verdanken wir den — mit wenigen Ausnahmen — guten, zum Teil sogar vorzüglichen Arbeiten über diesen Gegenstand. In manchen Punkten lassen sie freilich noch viel zu wünschen übrig. Vor allem möchte ich es allen ferneren Untersuchern dringend ans Herz legen, nur das zu zeichnen, was wirklich zu sehen ist. So ist es ein weitverbreiteter Fehler, um jeden Kern herum Zellgrenzen zu zeichnen, auch wenn solche gar nicht zu sehen sind. Manche Forscher scheinen zu fürchten, in den Ruf schlechter Histologen zu kommen, wenn sie dies nicht tun. Demgegenüber kann nicht stark genug betont werden, daß Zellgrenzen nur dann gezeichnet werden dürfen, wenn sie mit Sicherheit zu sehen sind und auch dann nur so weit, als sie zu sehen sind. Befolgt man diese Forderung nicht, so können die gröbsten Irrtümer entstehen. Es kann dann z. B. ein einschichtiges, aber mehrreihiges Epithel für ein mehrschichtiges gehalten werden. Aber auch auf andere Eigentümlichkeiten ist zu achten; man darf nicht einfach, wenn man in einem Präparate viele Mitosen sieht, diese nach Belieben verteilt sein lassen. Man muß bedenken, daß jede Zelle, jeder Zellkern, jede Mitose eine gesetzmäßige Lage hat. Am besten ist es natürlich immer, wenn jemand seine Zeichnungen selbst anfertigt. Ist dies nicht möglich, so muß der Zeichner aufs strengste überwacht werden. Die meisten Zeichner haben von Histologie keine klare Vorstellung oder sie sind halbunterrichtete Histologen und folgen einem bestimmten Kanon. Das erste ist lange nicht so gefährlich als das zweite. Das gleiche gilt auch von den Lithographen; ein Lithograph, der Histologe zu sein glaubt, kann großen Schaden anrichten und die naturgetreueste Zeichnung verderben. Ich könnte davon selbst manches erzählen. — Es gibt Dinge in Menge, die wir nicht verstehen; das weiß jeder Histologe. Auch diese Dinge müssen so gezeichnet werden, wie man sie sieht; man muß sich nur immer dessen bewußt bleiben, daß man sie nicht versteht. — Ich habe bemerkt, daß ich mit den Zeichnungen, die in Schauinslands

großem Werk die Gastrulation von Hatteria illustrieren sollen, nicht immer einverstanden bin. Wahrscheinlich sind sie von einem Zeichner, nicht von Schauinsland selbst, angefertigt. Auch die Zeichnungen von Will scheinen mir nicht frei von Fehlern zu sein; wären sie es, so müßte man annehmen, daß die Entwicklung des Gecko in einigen, durchaus nicht unwesentlichen Punkten von der der Eidechse abweicht. Man vergleiche nur einmal die Fig. 57, Tafel IX, seiner Geckoarbeit mit der Fig. 37, Tafel VI seiner Lacertaarbeit. Dort ist die hintere Strecke des Entoderms ein sehr schönes, einreihiges und einschichtiges Cylinderepithel, hier besteht es aus vier bis sechs Lagen von Zellen, von denen jede von einer sehr deutlichen Membran umgeben ist. Solche Unterschiede zwischen zwei immerhin nahe verwandten Formen sind meiner Ansicht nach kaum möglich. Leider besitze ich selbst nur einen einzigen Medianschnitt durch eine Gastrula von Lacerta mit ventralwärts offenem Urdarm; das Bild zeigt eine unbestreitbare Ähnlichkeit mit der erwähnten Zeichnung Wills, nur ist in letzterer das Dottersyncytium weggelassen, das doch, wie aus den Arbeiten H. Virchows hervorgeht, sehr wichtig ist und außerdem besitzen die Zellen des Entoderms bei Will sehr scharfe Membranen, bei mir nicht. Das, was jetzt am meisten nottut, ist eine erneute Untersuchung derjenigen Stadien, welche zwischen dem Beginn des Durchbruches des Urdarmsäckchens und der völligen Ablösung der Chorda liegen. Ich kann die Bemerkung nicht unterdrücken, daß die sogenannte Chordaplatte einer Reptilienkeimscheibe, wie sie sich nach erfolgtem Durchbruch des Urdarmsäckchens präsentiert, nicht gleichbedeutend mit der Chordaanlage im engeren Sinne des Wortes zu sein scheint; dagegen scheint mir ihr ungeheurer Zellenreichtum zu sprechen; es scheint mir, daß dieser sehr viel größer ist als er zur Chordabildung notwendig wäre. Dieses Bedenken hat sich mir immer wieder aufgedrängt, wenn ich meine Serien von der Hatteriaentwicklung durchging. Leider besitze ich von den Stadien, die den Durchbruch zeigen, und denen, die dem bereits erfolgten Durchbruch unmittelbar folgen, keine Sagittalserien und überhaupt wenig Präparate. Aber ein Medianschnitt durch einen Keim nach erfolgtem Durchbruch, wie er in Textfig. 10 wiedergegeben ist, zeigt das Entoderm der hinteren Strecke (s. oben) so überaus zellenreich, wie es die Chorda vor der Bildung des ersten Urwirbels (von einem solchen Stadium besitze ich eine Querschnittserie) auf einem Medianschnitt gewiß nicht sein würde. —

Wir wollen nun noch einen kurzen Blick auf die Gastrulation der Vögel werfen. Es klingt fast wie Ironie, daß wir über die erste Entwicklung der Vögel weniger gut unterrichtet sind als über die der Reptilien. Es ist dies um so sonderbarer, als von jenen günstiges Material viel leichter zu erreichen ist als von diesen. Meiner Erfahrung nach gehören zu dem, für entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen günstigsten Material die Eier der Ente (und wohl auch anderer Schwimmvögel) und der Möve. Enteneier bekommt man bekanntlich bei jeder Bauersfrau, und Möveneier liefert, wenn man sich nicht selbst der Mühe des Sammelns unterziehen will, jede größere Delikatessenhandlung. Die Hühnereier dagegen dürften zu den wenigst günstigen entwicklungsgeschichtlichen Objekten gehören; aber sie sind am bequemsten zu erlangen und daher am häufigsten untersucht. Auch O. Hertwig hat sich, als er das Kapitel über die Bildung der Keimblätter für sein Handbuch der Entwicklungslehre der Wirbeltiere schrieb, bemüht, durch die Untersuchung von Hühnerkeimscheiben einen Einblick in die Entwicklung der Keimblätter der Vögel zu bekommen. So sehr dies anzuerkennen ist, so kann doch die Bemerkung nicht unterdrückt werden, daß er dabei nicht weiter gekommen ist, als man schon vor 25 Jahren war. — Es würde mich viel zu weit führen, wenn ich auch nur in der summarischen Weise, wie dies hinsichtlich der Reptilien geschehen ist, die wichtigeren Arbeiten über die Keimblätterbildung der Vögel besprechen wollte. Ich begnüge mich, die Namen derjenigen Forscher zu nennen, denen wir das beste, was wir über diesen Gegenstand wissen, verdanken. Ich erwähne zunächst Kölliker und Gasser, von denen der erstere in den Jahren 1875 und 1879 (Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte), der letztere in den Jahren 1874 bis 1879 in einer Reihe vortrefflicher Schriften eine Beschreibung des Primitivstreifens und seiner Entstehung geben; außerdem verdanken wir, wie erwähnt, Kölliker die Entdeckung des Kopffortsatzes. Sodann nenne ich die von Kölliker in ungerechtfertigter Weise vernachlässigten Arbeiten Raubers aus den Jahren 1875 bis 1879, in denen zuerst, noch vor Balfour und van Beneden, die Primitivrinne mit dem Urmund homologisiert wurde. Ferner erwähne ich Carl Koller als den Entdecker der Sichel und Sichelrinne der Hühnerkeimscheibe (1879 und 1882), dann die aus dem Jahr 1882 stammende vortreffliche Arbeit von Balfour und Deighton über den Bau des Primitivstreifens und des Kopffortsatzes und die Entwicklung des Mesoderms beim Hühnerembryo, eine

Arbeit, die nur insofern einen Irrtum enthielt, als die genannten Autoren einen Teil des Mesoderms vom Entoderm in der Peripherie der Keimscheibe ableiten zu müssen glaubten, ein Irrtum, den ich dann in den Jahren 1888 und namentlich 1889 richtig stellte; sodann die wertvollen experimentellen Untersuchungen Kopschs über die Bedeutung des Primitivstreifens beim Hühnerembryo aus den Jahren 1898 und 1902 und endlich die in seinen „Beiträgen zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere" (Zoologica 1903) niedergelegten Untersuchungen Schauinslands über die Entwicklung einer großen Zahl, den verschiedensten Ordnungen und Familien angehörigen Formen[1]). Damit ist freilich die Reihe der Untersucher nicht abgeschlossen. So groß aber auch die Zahl der über die Keimblätterbildung der Vögel vorliegenden Arbeiten ist, so sind doch gerade die wichtigsten Fragen noch unbeantwortet geblieben. Vor allem handelt es sich natürlich um eine genaue Feststellung der Tatsachen. Aber gerade in dieser Beziehung sind die Untersuchungen recht mangelhaft. Zunächst muß ich betonen, daß der Kopffortsatz der Vögel geradeso wie der der Säugetiere aus einem dorsalen und ventralen Abschnitte, der Chordaplatte und der Darmplatte, besteht. Ich habe darauf schon vor 35 Jahren hingewiesen und es durch ein Schema eines Medianschnittes einer Amniotengastrula erläutert. Allerdings war ich zu jener Zeit noch nicht imstande, den Nachweis zu liefern, daß der Kopffortsatz des Hühnchens nicht etwa bloß aus zwei Platten verschmolzen gedacht werden müsse, sondern daß er tatsächlich aus zwei Platten besteht. Seither — und zwar schon mindestens seit fünfzehn Jahren — habe ich aber diese beiden Platten mit aller nur wünschenswerten Klarheit an Querschnitten durch den Kopffortsatz der Ente gesehen (die Querschnitte dürfen nicht allzu dünn sein, da sonst die Übersichtlichkeit leidet; es genügen Schnitte von 10 μ Dicke). Allerdings bieten die beiden Platten hier ein etwas anderes Aussehen als bei den Säugetieren, von denen später die Rede sein wird. Die dorsale oder Chordaplatte ist nämlich sehr viel dicker als bei den Säugetieren, ein Umstand, der zweifellos mit der mächtigeren Entwicklung der Chorda bei den Vögeln zusammenhängt.

---

[1]) Schauinsland hat folgende Formen untersucht: Diomedea immutabilis (Albatros), Haliplana fuliginosa, Passer dom. (Sperling), Sturnus vulg. (Star), Sula cyanops und Sula piscatrix (Tölpel), Fregatta aquila (Fregattenvogel), Phaeton rubricauda (Tropikvogel) und Puffinus cuneatus (Sturmtaucher).

Die Kerne der Chordazellen liegen dicht unter dem Ektoderm und zugleich so nahe nebeneinander, daß man an gefärbten Schnitten bei schwacher Vergrößerung einen dunklen Streifen zu sehen meint. Die Chordaplatte stellt hier, wie auch aus der Lage der Mitosen hervorgeht, ein einschichtiges, mäßig hohes Cylinderepithel mit tief bodenständigen Kernen dar. Unter der Chordaplatte liegt die Darmplatte, die sich viel weniger färbt als die Chordaplatte, und aus unregelmäßigen, zum Teil spindelförmigen Zellen besteht; die Mitosen scheinen in ihr ziemlich gleichmäßig verteilt zu sein. So begegnen uns also am Kopffortsatz der Vögel dieselben zwei Platten, die van Beneden zuerst vom Kopffortsatz der Säugetiere beschrieben hat. — Mir ist aus der Literatur nicht eine einzige Zeichnung bekannt, die diesen Bau des Kopffortsatzes der Vögel auch nur einigermaßen richtig wiedergibt. — Eine andere Frage, die bis heute noch keine Antwort gefunden hat, ja, die überhaupt kaum ernstlich erwogen wurde, geht dahin, in welchem Verhältnis die Einsenkung auf (O. Hertwig schreibt fälschlich gewöhnlich „hinter“) dem Hensenschen Knoten, die Primitivrinne und die Sichelrinne zu einander stehen. Sind diese drei Einsenkungen Teile einer und derselben Bildung, gehören sie notwendig zur Gastrulation, oder was haben sie sonst für eine Bedeutung? Ich muß gestehen, daß ich mir selbst diese Frage seinerzeit, in meiner ersten Abhandlung über die „Theorie des Mesoderms“, nicht vorgelegt hatte, und daß ich dadurch zu einer Deutung der Primitivrinne gekommen war, die zwar derjenigen Raubers, van Benedens u. A. entsprach, die ich aber heute nicht mehr aufrecht halten kann. O. Hertwig gebraucht in seinem Lehrbuch mehrmals den Ausdruck „Primitivgrube“ für die Einsenkung des Hensenschen Knotens und den Ausdruck „Primitivrinne“ für die des Primitivstreifens. Er gebraucht sie in einer Weise, als solle damit gesagt sein, daß wir es hier mit zwei genetisch verschiedenen Bildungen zu tun haben. Wie ich in dem Abschnitte über die Gastrulation des Kaninchens ausführlich auseinandersetzen werde, ist dies tatsächlich der Fall. Eine weitere Frage, die bisher unbeantwortet geblieben ist, lautet: welche der drei genannten Bildungen, die Hensensche Grube, die Primitivrinne und die Sichelrinne, ist konstant, welche kann fehlen? Daran schließt sich dann die Frage, welcher kann oder muß eine phylogenetische Bedeutung beigemessen werden? Endlich muß ich mit Rücksicht auf die Ausführungen O. Hertwigs noch folgendes bemerken: Bei der Verschiebung des Hensenschen

Knotens in der Richtung von vorn nach hinten, einem Vorgang, mit dem die Verkürzung des Primitivstreifens einhergeht, ist zu keiner Zeit irgend etwas, was mit einer „Naht“ verglichen werden könnte, zu sehen. Was Hertwig als Naht beschreibt, ist nichts anderes als die Umschlagstelle der Medullarplatte in die Chordaplatte und das Mesoderm. Mit einer Naht hat diese Umschlagstelle nichts zu tun.

Zum Schlusse komme ich zur Gastrulation der Säugetiere. Viele Arbeiten darüber wurden schon früher besprochen. Es fällt mir schwer, diese Besprechung hier fortzusetzen; erfreulich ist die große Mehrzahl dieser Arbeiten nicht. Was soll ich z. B. von der Schrift des Gynäkologen d'Erchia über die Entwicklung der Maus sagen, von der Sobotta, der beste Kenner des Gegenstandes, bemerkt, sie sei so schlecht als nur denkbar (Sobotta 1903). Was soll ich ferner von der Schrift Arth. Robinsons über dasselbe Thema sagen, eines Forschers, der gefunden zu haben glaubt, daß es bei den Säugetieren keinen Kopffortsatz gibt, und von dessen Arbeit Sobotta sagt, daß in ihr „die allergrößten Artefakte“ als normale Bildungen beschrieben werden? Ich denke, ein Forscher, der solche Fehler macht, und der nicht einmal den mesometralen vom antimesometralen Pol einer Keimblase unterscheiden kann, spricht sich selbst das Urteil. Interessant ist dabei, daß eine zwei Jahre früher von Robinson über denselben Gegenstand bei der medizinischen Fakultät in Edinburg eingereichte Doktorarbeit mit der goldenen Medaille ausgezeichnet wurde! Kaum besser als mit diesen Abhandlungen steht es mit der Untersuchung J. W. Jenkinsons über den gleichen Gegenstand (1900). Jenkinson beginnt mit einem heftigen Ausfall gegen die eben erwähnte Abhandlung Robinsons, ohne aber imstande zu sein, etwas wesentlich Besseres zu liefern. Sobotta hat seine Publikation mit der Zensur „sehr schlecht“ versehen (1911). Jenkinson, der stark von Hubrechtschen Ideen angekränkelt ist, glaubt den alten, guten Ausdruck „Träger“ mit der mehr „modern expression“ „trophoblastic syncytium“ vertauschen zu müssen. Ungefähr auf derselben Stufe stehen die großen, d. h. umfangreichen Schriften J. T. Wilsons und J. P. Hills über die Entwicklung des Ornithorhynchus (1908) und J. P. Hills allein über die erste Entwicklung der Marsupialier. Ich habe sie von Anfang bis zu Ende gelesen und mir sehr genaue Exzerpte von ihnen angelegt. Ich könnte daher leicht ausführliche kritische Referate über sie geben. Die Schriften gehören zu dem Unerfreulich-

sten, was die entwicklungsgeschichtliche Literatur aufzuweisen hat. Es ist nur aufs tiefste zu beklagen, daß Forscher, die nicht einmal die Anfangsgründe der entwicklungsgeschichtlichen und histologischen Technik beherrschen, ein so überaus wertvolles Material in die Hände bekommen und zerstört haben. Was die Abhandlung über die Entwicklung des Ornithorhynchus betrifft, so möchte ich nur hervorheben, daß die beiden Autoren, mit Hubrechts ursprünglichen Ansichten übereinstimmend, das „zweiblätterige Blastodermsäckchen" (bilaminar Blastodermic Vesicle) für die erste Phase der Gastrulation halten, und daß sie von der zweiten Phase oder dem „Gastrular stage proper" sagen, daß die Wand des Blastodermsäckchens zu dieser Zeit einen scharf begrenzten Primitivknoten (darunter ist der Hensensche Knoten gemeint) mit einer deutlichen „gastrulation-cavity" zeige und, davon vollständig getrennt, einen Primitivstreifen. Die Autoren unterscheiden daher den Knoten und die Primitivstreifenarea. Der Primitivstreifen zeige eine seichte Rinne, von deren Wänden die Produktion des Mesoderms ausgehe. Manches von dem, was die Genannten beschreiben, mag seine Richtigkeit haben; freilich ist die Darstellung in jeder Beziehung unklar und unverständlich. Daß es nicht mir allein damit so gegangen ist, beweist ein zwei Jahre später (1910) erschienener Aufsatz R. Asshetons unter dem Titel „Tropidonotus and the Archenteric knob", in welchem dieser Forscher eine schon kurz vorher in einer Kritik der früher erwähnten Hubrechtschen zusammenfassenden Schrift enthaltene Äußerung wiederholt und die Vermutung ausspricht, daß der von Wilson und Hill beschriebene „Primitivknoten" (primitiv knot) gar kein Primitivknoten, sondern eine Bildung ganz anderer Art sei. Er teilt nunmehr Bilder von Schnitten durch den unteren Pol eines Eies von Tropidonotus mit, dessen Embryo schon weit entwickelt war, von Schnitten, die es kaum zweifelhaft erscheinen lassen, daß Wilson und Hill das sogenannte Dotterloch für einen Primitivknoten gehalten haben! Diese Tatsache ist schon an und für sich deshalb interessant, weil sie zeigt, wie niedrig Assheton die beiden genannten Forscher einschätzt.

Nicht besser ist es Hill mit seiner Arbeit über die erste Entwicklung der Marsupialier (1911) ergangen. Kaum war sie erschienen, so veröffentlichten Hubrecht und Minot Abhandlungen, in welchen sie gerade eine der wichtigsten und wesentlichsten Angaben Hills in Zweifel zogen, ja, sie fast als unmöglich hinstellten. Hubrecht

hatte sich in den Jahren 1908 und 1909 bei seinen allgemeinen Betrachtungen über die „Metatherian-Blastocyste" auf die Beobachtungen Selenkas am Opossum gestützt; nur faßte er die „Urentodermzelle" Selenkas als Mutterzelle der ganzen inneren Zellmasse (embryonic knob), nicht bloß des Entoderms, auf. Hubrecht hat nun das Material Hills in dessen Laboratorium nachuntersucht und gefunden, daß der inneren Wand mehrerer von Hill für abnorm gehaltener Blastocysten eine größere oder geringere Zahl von Zellen anlag, die er mit der inneren Zellmasse der Eutheria vergleicht, während er die Wand der Blastocyste selbst als Trophoblast auffaßt. Was „normal", was „abnorm" ist, will er vorderhand dahingestellt sein lassen. — Ebenso erhob auch Minot sehr gewichtige Bedenken gegen die Beobachtungen Hills. Er hatte mehrere Blastocysten des Opossums von ungefähr 1 mm Durchmesser untersucht und alle zweischichtig gefunden (dabei nirgends ein Mesoderm). An einem Pol war eine Area oder ein Schild vorhanden. Hier waren die Zellen der äußeren Schicht höher als sonst (als in der „außerembryonalen Area", wie Minot sagt). Die Entodermzellen waren heller als die Ektodermzellen und ihre Kerne flach. Das außerembryonale Ektoderm enthielt außer den gewöhnlichen Entodermzellen noch vereinzelte große, helle Zellen, die auch ins Ektoderm reichten und wie die Entodermzellen aussahen. Es will mir scheinen, daß diese wenigen Bemerkungen Minots, soviel sie zu wünschen übrig lassen, wertvoller sind, als die ganze Arbeit Hills.

Angesichts dieses unerquicklichen Zustandes der meisten neueren Arbeiten über Säugetierentwicklung gewährt es eine wahre Freude, die Abhandlungen eines van Beneden, Bonnet oder Sobotta zu lesen. In ihren Mitteilungen steckt wirkliche, reelle Arbeit, die mit einer vollendeten histologischen und embryologischen Technik einhergeht. Es kann doch wohl kaum ein Zufall sein, daß die genannten drei Forscher auf einem Standpunkte stehen, der dem Hubrechts und Keibels direkt entgegengesetzt ist. Mit wirklich guten Beobachtungen verträgt sich eben deren Theorie nicht. Freilich kann ich auch den Genannten nicht in allen Punkten folgen. Von meiner Stellung gegenüber van Beneden war bereits früher die Rede. Was Sobotta betrifft, so will mir scheinen, daß die Differenzen zwischen uns gegenüber der prinzipiellen Übereinstimmung ganz zu schweigen haben. Bonnet endlich, der so freundlich war, mir einen Teil seiner Präparate zur Ansicht und zum Studium zu übersenden, wofür ich ihm

auch hier meinen herzlichsten Dank sage, verstrickt sich zuweilen in Widersprüche, die sicher nur die Folge gewisser Lücken sind, die seine Beobachtungen aufweisen. Bekanntlich hat er hauptsächlich die Entwicklung von Hund und Schaf untersucht, also von Tieren, von denen Material schwieriger und vor allem mit viel größeren Kosten zu erlangen ist, als etwa vom Kaninchen oder gar von der Maus oder Ratte. Daher mußte Bonnet manches entgehen, was er bei mehr Material gewiß gesehen hätte. Der größte Widerspruch zwischen seinen durchwegs vortrefflichen Beobachtungen und seinen, meiner Ansicht nach, nicht immer gerechtfertigten Schlußfolgerungen betrifft die Auffassung des Schicksals des „Urdarmsäckchens", wie er den Kopffortsatz des Primitivstreifens der Säugetiere nennt. Vor allem ist ihm entgangen, daß man gegenwärtig — wohl hauptsächlich infolge der äußerst mangelhaften Untersuchungen Keibels — mit dem Ausdruck Chordaplatte sehr verschiedenwertige Gebilde bezeichnet. Dadurch ist er in den Fehler verfallen, aus dem Kopffortsatz oder „Urdarmsäckchen" schließlich doch nur die Chorda entstehen zu lassen. Daß diese Auffassung einen inneren Widerspruch in sich schließt, liegt auf der Hand; wenn der Kopffortsatz wirklich den Namen Urdarmsäckchen verdient, so muß er mit dem Urdarm eines Amphioxus oder einer Cynthia vergleichbar sein; d. h. er muß nicht bloß Chorda, sondern auch Darmepithel, embryonales Entoderm im engeren Sinne des Wortes, entstehen lassen. Bonnet aber läßt, wenn ich ihn recht verstehe, schließlich doch nur die Chorda aus dem „Urdarmsäckchen" entstehen[1]).

---

[1]) Ich zitiere die im Vorhergehenden erwähnten Arbeiten über die Entwicklung der Säugetiere nur insoweit, als sie nicht bei O. Hertwig (Handbuch) erwähnt sind: E. d'Erchia, Über die Einbettung des Eies und die Entwicklung und den Bau der Allantois und Dottersackplacenta bei der weißen Maus. Zeitschr. f. Geburtshilfe u. Gynäkologie, 44. Bd., 1901. — Robinson und Jenkinson sind bei O. Hertwig zitiert. Ebenso die Arbeit Sobottas aus dem Jahre 1903, nur heißt es bei O. Hertwig 1902. — J. T. Wilson und J. P. Hill, Observations on the Development of Ornithorhynchus. Philos. Transact. Royal Society of London. Ser. B. Vol. 199, London 1908, S. 31—168, mit 17 Tafeln. Zu dieser Arbeit gehört noch die vorläufige Mitteilung aus dem Jahre 1903: Primitiv Knot and Early Gastrulation-Cavity co-existing with Independent Primitiv-Streak in Ornithorhynchus. Proc. Royal Society. Vol. 71, 1903.

Ich komme nun zur Beschreibung meiner eigenen neuen

Untersuchungen über die Entwicklung des Kaninchens vom Anfang des siebenten bis zum Ende des achten oder Anfang des neunten Tages.

Ich habe diese Untersuchungen bald nach dem Tode van Benedens begonnen und durch mehr als drei Jahre fortgesetzt. Wie viele Keimscheiben (Areae oder Schilde) ich untersucht habe, kann ich nicht sagen. Nach der Versicherung meines sehr geschickten und verläßlichen Dieners Knoch, der die Kaninchenzucht zu beaufsichtigen hatte, dürften es mindestens 600 gewesen sein, eine Zahl, die mir nicht zu hoch gegriffen erscheint. Freilich habe ich nicht von allen Keimscheiben Schnittserien oder Totalpräparate angefertigt oder aufbewahrt. Schnittserien besitze ich von Embryonen folgenden Alters:

6	Tage	3	Stunden	7	Tage	2	Stunden	8	Tage	0	Stunden
6	,,	7	,,	7	,,	3	,,	8	,,	12	,,
6	,,	14	,,	7	,,	7	,,	8	,,	22	,,
6	,,	17	,,	7	,,	8	,,	9	,,	0	,,
6	,,	18	,,	7	,,	12	,,	9	,,	3	,,
6	,,	19	,,	7	,,	13	,,	9	,,	7	,,
6	,,	20	,,	7	,,	16	,,	von da an kontinuier-			
7	,,	0	,,	7	,,	19	,,	lich bis zu 14 Tagen.			

Außerdem eine größere Zahl ohne Altersangabe, mit Primitivstreifen und Kopffortsatz, jedenfalls von der ersten Hälfte des achten Tages, sowie mehrere ohne Altersangabe, aber mit Angabe der Urwirbel, vom neunten Tage.

Von den angegebenen Altersstufen habe ich fast stets eine größere Zahl (bis zu sieben) Embryonen in Schnittserien zerlegt. Die Embryonen gleichen Alters stammten oft aus verschiedenen Muttertieren. Jedermann, der sich mit der Entwicklungsgeschichte der Säugetiere beschäftigt hat, weiß, daß man in einem und demselben Uterus ganz gewöhnlich Embryonen verschiedenen Entwicklungsgrades antrifft, wobei gewöhnlich die am wenigsten weit entwickelten dem Tubenende am nächsten sitzen. Das Alter, worunter ich die Zeit von der Kohabitation an verstehe, ist also keineswegs ein sicherer Maßstab für den Entwicklungsgrad.

Ich will nun zunächst eine kurze Charakteristik der auf den Tafeln III und IV abgebildeten Embryonen geben und dann zur Beschreibung der Schnittbilder übergehen. Beide Male werde ich

auch auf andere hier nicht abgebildete Embryonen und Schnitte Bezug nehmen. Die Fig. 1 und 2, Tafel III, zeigen zwei Kaninchenkeimscheiben aus dem Uterus eines 6 Tage 7 Stunden trächtigen Tieres. Die Keimscheibe der Fig. 1 war kreisrund und hatte eine Länge und Breite von 0,73 mm. Vorn war sie im durchfallenden Lichte dunkler als hinten; besonders dunkel waren der Vorderrand und der vordere Teil der Seitenränder. Die Keimscheibe der Fig. 2 war kleiner und oval, vorn breiter als hinten; die Länge betrug 0,70 mm, die größte Breite 0,63 mm. Auch sie war vorn und an den Seitenrändern dunkler als hinten. Aus demselben Uterus habe ich noch vier weitere Embryonen gezeichnet, aber von einer Reproduktion der Zeichnungen abgesehen. Ich teile nur die Maße mit; sie betrugen beim dritten Embryo: Länge 0,77, Breite 0,67 mm; Vorderrand etwas dunkler und abgerundet, Seitenränder leicht wellig; vierter Embryo: Länge ungefähr 0,70, Breite 0,63 mm; rechter Rand etwas eingebogen; fünfter Embryo: Länge 0,77, Breite 0,80 mm, Embryo ausnahmsweise queroval, hinterer Rand wellig; sechster Embryo eingerollt, daher die Maße nicht genau bestimmbar. Ich habe alle sechs Embryonen geschnitten[1]). Soweit notwendig, wird von den Schnittbildern noch die Rede sein. — Die Fig. 3 der Tafel III zeigt eine Area von 6 Tagen 17 Stunden. Trotz des nicht unbeträchtlichen Altersunterschiedes ist die Area kaum weiter entwickelt als die eben erwähnten jüngeren. Ihre Länge beträgt 0,80, ihre Breite 0,78 mm. Sie ist vorn um eine Spur schmäler als hinten, eine Eigentümlichkeit, die ich wiederholt bei Keimscheiben dieser Entwicklungsstufe beobachtet habe. Die Keimscheibe ist wie die folgenden von außerordentlicher Regelmäßigkeit und Schönheit. Vorder- und Seitenränder sind dunkler als der Hinterrand. Sehr deutlich ist ein dunkler Fleck etwas vor der Mitte der Area, in deren vorderen Hälfte, zu erkennen. Der Fleck verlängert sich nach hinten gegen die Mitte der Area ein wenig. Wie schon die Untersuchung des Totalpräparates lehrte, kommt er in erster Linie durch eine dichtere Stellung der Zellen der unteren Keimschicht (des Lecithophors van Benedens) zustande, deren Kerne sich zudem besonders stark färben. Die Zellkerne dieser Schicht stehen nicht bloß im Bereiche des erwähnten Fleckes, sondern auch an den Rändern der

---

[1]) Die Nummern in der Tafelerklärung beziehen sich auf die Serien und sollen es mir ermöglichen, auf Verlangen die betreffenden Präparate zu zeigen.

Area, soweit diese dunkler erscheinen, sehr dicht nebeneinander, während sie sonst durch größere Entfernungen voneinander getrennt sind. Inwieweit sich auch die äußere Keimschicht an der Verdunklung der Mitte und der Ränder beteiligt, wird bei der Beschreibung der Schnittbilder gesagt werden.

Die in Fig. 4 abgebildete Kaninchenarea stammte aus demselben Uterus wie die vorige. Ihre Länge betrug 0,87, ihre Breite 0,77 mm. Diese Area ist, umgekehrt wie die vorige, vorn breiter als hinten und stellt ein schönes Oval dar, das den stumpfen Pol nach vorn kehrt. Wie bei der Area der Fig. 3 sind Vorder- und Seitenränder dunkler als der Hinterrand. Das dunkle Feld in der Mitte der vorderen Hälfte ist nicht ganz so deutlich wie in Fig. 3, aber doch mit Sicherheit erkennbar.

Auch die nächste Area (Fig. 5) stammt aus demselben Uterus. Die Länge beträgt 0,80, die Breite 0,77 mm. Der helle Hinterrand ist leicht wellenförmig, das dunkle Feld in der Mitte im Querdurchmesser größer als im Sagittaldurchmesser.

Etwas jünger, aber größer, war die Area der Fig. 6. Sie war 6 Tage 14 Stunden alt, und ihre beiden Durchmesser betrugen 0,90 mm. Im Übrigen zeigte sie dieselben Eigentümlichkeiten wie die bereits beschriebenen.

Die Fig. 7 zeigt wieder eine Keimscheibe aus demselben Uterus, aus dem die Keimscheiben der Fig. 3, 4 und 5 stammten, war also 6 Tage 17 Stunden alt. Ihre Länge verhielt sich zur Breite wie 1,10 : 0,87 mm. Sie war die größte unter den vier hier abgebildeten Keimscheiben aus diesem Uterus. Sehr eigentümlich und zugleich recht charakteristisch für Keimscheiben dieser Entwicklungsstufe ist der hintere, unregelmäßig wellenförmige helle Rand, den schon van Beneden an zwei Kaninchenkeimscheiben dieses Stadiums gesehen hat. Auch das mittlere dunkle Feld, das van Beneden bei den Embryonen dieses Stadiums übersehen zu haben scheint, ist recht gut wahrzunehmen.

Nur wenig von der vorigen verschieden ist die Area der Fig. 8. Sie war 6 Tage 20 Stunden alt, 1,07 mm lang und 0,92 mm breit. Sie war von acht Keimscheiben aus demselben Uterus die kleinste und am wenigsten weit entwickelte. Dabei war sie aber durchaus normal. Man kann, wie bis zu einem gewissen Grade auch schon beim früheren Embryo, eine vordere, weitaus größere, dunklere Hälfte, die wir in Anlehnung an van Beneden als Pars circularis

bezeichnen wollen, und einen hinteren hellen Randsaum, der zwar die Form einer Sichel hat, auf den ich aber doch diesen Ausdruck aus einem später zu erwähnenden Grunde nicht anwenden will, unterscheiden. Ja, diese Differenzierung der Area ist schon in den ersten hier beschriebenen Stadien dadurch angedeutet, daß der vordere Rand dunkler als der hintere ist. In diesem hellen Randsaum ist die Anlage der Pars triangularis zu erblicken, die alsbald sehr viel deutlicher in die Erscheinung tritt. In dem vorliegenden Falle zeigt sie an der rechten Seite eine kleine Einbuchtung; darin liegt aber keineswegs ein Grund, sie etwa als abnorm zu bezeichnen. An dieser Area ist noch keine Spur einer Sichel im Kollerschen Sinne oder eines Endknotens oder Endwulstes wahrzunehmen, während alle anderen sieben Areae aus diesem Uterus schon sichelförmige Endknoten zeigten.

Eine sehr schöne Area, die in sehr auffallender Weise an eine von van Beneden abgebildete erinnert, ist die in Fig. 9 dargestellte. Sie war 6 Tage 19 Stunden alt, ihre Länge betrug 1,00, ihre Breite 0,93 mm. Es war wieder die kleinste Area aus dem betreffenden Uterus. Der Hinterrand ist sehr schön, aber unregelmäßig wellenförmig. Der einzige Unterschied gegenüber der korrespondierenden Zeichnung van Benedens besteht darin, daß in letzterer nichts von dem dunklen Fleck in der Mitte der Pars circularis zu sehen ist. In durchaus richtiger Weise hat aber auch van Beneden den Vorder- und die Seitenränder dieser Keimscheibe dunkler als den Hinterrand gezeichnet.

Der nächste Embryo (Fig. 10) ist wieder ziemlich genau kreisrund. Er war 6 Tage 14 Stunden alt. Länge und Breite betrugen 1,00 mm. Sonst verhielt er sich ähnlich den anderen Embryonen gleichen Entwicklungsgrades; nur war sein Hinterrand nicht so deutlich wellenförmig wie bei den früher besprochenen.

Aus dem gleichen Uterus stammte der Embryo der Fig. 11. Länge und Breite verhielten sich wie 1,03 : 1,00 mm. Der hintere sichelförmige Randsaum war wieder sehr schön wellig ausgebogen und ganz hell. Dieser Saum stellt wieder die Anlage der Pars triangularis van Benedens vor. Aber auch jetzt ist noch keine Spur einer Kollerschen Sichel oder eines Endknotens vorhanden.

Die nächste Figur (Fig. 12) ist von großer Wichtigkeit. Sie stellt eine Area mit der ersten Spur einer Kollerschen Sichel dar. Dieses Stadium ist ungemein selten und geht jedenfalls sehr rasch

vorüber. Bei van Beneden findet sich keine Abbildung, die sich mit meiner vergleichen ließe. Auch sonst liegt in der Literatur keine ähnliche vor. Der Embryo war 6 Tage 19 Stunden alt und stammte aus demselben Uterus wie der der Fig. 9. Die Länge betrug 1,10, die Breite 0,90 mm (beide Male knapp gemessen). Die Sichel stellt einen dunklen Saum in der Mitte des hinteren Randes der Anlage der Pars triangularis dar. In der Mitte dieses dunklen Saumes findet sich noch kein Endknoten.

Die erste Andeutung eines solchen bemerkt man beim Embryo der Fig. 13. Die Sonderung der Area in eine Pars circularis und Pars triangularis ist jetzt schon ganz deutlich. Am hinteren Rande der letzteren bemerkt man eine Kollersche Sichel und in ihrer Mitte eine kleine, aber merkbare knotenförmige Verdickung. Diese ist die erste Spur des Endknotens oder Sichelknotens. Im Übrigen bemerke ich folgendes. Die Keimscheibe war 6 Tage 19 Stunden alt und stammte aus demselben Uterus wie die vorige. Ihre Länge betrug 1,28, ihre Breite 1,08 mm. Der Vorderrand war auffallend dunkel. Von diesem dunkeln Rand ragte ein sehr kleiner, eben sichtbarer Lappen in die dünne Wand der Blastocyste hinein. Schon durch die Betrachtung in toto konnte ich feststellen, daß die Zellen der äußeren Schicht im Bereiche des dunkleren Mittelfeldes der Pars circularis dichter stehen, d. h. einen kleineren Querdurchmesser besitzen als in der Umgebung, und daß sie in der Pars triangularis größer sind als in der Pars circularis. Dasselbe gilt von den Zellen der unteren Schicht. Der Hinterrand der Pars circularis ist unregelmäßig und erinnert an den Hinterrand der Anlage der Pars triangularis der Fig. 7 oder 9. Auch dieses Stadium finde ich nirgends in der Literatur, auch bei van Beneden nicht, abgebildet. Der jüngste Sichelknoten, den van Beneden bezeichnet, war schon bedeutend größer.

Aus demselben Uterus, wie die beiden vorhergehenden Embryonen, stammte auch der der Fig. 14, der bereits einen recht ansehnlichen Sichelknoten zeigte. Der Embryo war also wieder 6 Tage 19 Stunden alt; seine Länge betrug 1,37, seine Breite 1,20 mm. Es war dies die größte und am weitesten entwickelte Area aus diesem Uterus; wie erwähnt, war die Fig. 9 abgebildete die kleinste. Der Sichelknoten oder Endknoten (Endwulst, hinterer Wulst) läßt jetzt schon einen, wenn auch noch kleinen, nach vorn gerichteten Fortsatz, die erste Anlage eines Primitivstreifens, erkennen.

Die nächste Keimscheibe, Fig. 15, lehrt uns recht deutlich, daß die Größe eines Embryo durchaus kein sicherer Maßstab für den Grad seiner Entwicklung ist, wie ich das schon bei anderer Gelegenheit ausführlich auseinandergesetzt habe. Der Embryo ist 6 Tage 14 Stunden alt, stammt aus demselben Uterus wie die in den Fig. 10 und 11 gezeichneten, und ist ungefähr ebenso weit entwickelt, wie der sehr viel größere Embryo der Fig. 14. Er ist in der gleichen Weise wie dieser fixiert und bei derselben Vergrößerung (30fach) gezeichnet. Die Länge des in Fig. 14 abgebildeten Embryo betrug, wie erwähnt, 1,37 mm, die Länge des Embryo der Fig. 15 dagegen nur 1,17 mm. Seine Breite betrug 0,9 mm. Des Weiteren habe ich über diesen Embryo folgendes notiert. Pars circularis und Pars triangularis sind deutlich voneinander geschieden. Bei der Untersuchung in toto und Anwendung stärkerer Vergrößerung (Zeiß, Apochr. 8,0 mm) erhält man entschieden den Eindruck, daß die Kerne der äußeren Schicht in der Mitte der Pars circularis, dort, wo später der Hensensche Knoten auftritt, und in der Umgebung dieser Stelle, dichter stehen und vielleicht im allgemeinen um eine Spur kleiner (d. h. also von geringerem Querdurchmesser sind) sind, als über diese Stellen hinaus. Die untere Keimschicht ließ an dieser Area an der Stelle größerer Verdunkelung keine stärkere Zellanhäufung erkennen, um so mehr ist anzunehmen, daß in diesem Falle der dunkle Schatten in der Mitte der Pars circularis der Area auf Rechnung der äußeren Schicht kam. Früher wurde erwähnt, daß in jüngeren Stadien etwas vor der Mitte der Area die Zellen der unteren Schicht dichter angehäuft sind. Wie werden auf diesen Gegenstand noch bei der Beschreibung der Schnittbilder zurückkommen.

Am Hinterrande der Pars triangularis ist wieder eine Sichel mit Sichelknoten zu sehen, von welch letzterem schon ein recht deutlicher Fortsatz als Anlage des Primitivstreifens nach vorn zieht.

Die vier folgenden Fig. 16—19 zeigen uns Keimscheiben aus einem und demselben Uterus. Sie waren 6 Tage 20 Stunden alt. Die erste von ihnen (Fig. 16) war fast genau so groß, wie die in Fig. 15 abgebildete, und schloß sich auch im Entwicklungsgrad sehr dicht an sie an. Ihre Länge betrug 1,20, ihre Breite 0,91 mm. Pars circularis und triangularis sind deutlich voneinander zu unterscheiden; der Hinterrand der letzteren zeigt wieder eine kurze Sichel mit dunklem Sichelknoten. Von diesem zieht die Anlage des Primitivstreifens nach vorn fast bis zur Grenze zwischen beiden Regionen.

Die nächste Area (Fig. 17) war fast genau ebenso groß. Ihre Länge (1,20 mm) war dieselbe, ihre Breite (0,90 mm) kaum merkbar geringer. Ich habe sie hinter die Area der Fig. 16 gestellt, weil mir der Primitivstreifen etwas länger zu sein schien. Außerdem ist er entschieden breiter. — Weiter entwickelt ist die Area der Fig. 18. Ihre Länge betrug 1,27, ihre Breite 1,00 mm. Sie zeigt sehr deutlich den Unterschied der beiden Regionen und trägt am Hinterrand einen schönen Endknoten und davon ausgehend und bis an die Grenze der beiden Regionen der Area reichend die Anlage der hinteren Hälfte des Primitivstreifens. Hinter dem Sichel- oder Endknoten, also schon außerhalb der Area, bemerkt man einige wenige, durch Punkte angedeutete Zellen, die sich bei genauer Untersuchung als Mesodermzellen erweisen. Solche treten also hier zuerst über den Rand der Keimscheibe hinaus. — Die Area der Fig. 19 war nur um weniges weiter entwickelt; ihre Länge betrug 1,29, ihre Breite 1,03 mm. Die Scheidung zwischen Pars circularis und triangularis ist hier ganz besonders scharf und deutlich. Desgleichen tritt auch der Sichel- oder Endknoten ungemein deutlich hervor; er ist weitaus der dunkelste Teil der Area. Von ihm zieht nach vorn wieder ein nach den Seiten nur undeutlich begrenzter Fortsatz bis an die Grenze der beiden Regionen der Area, die schon erwähnte Anlage der hinteren Hälfte des Primitivstreifens. Hinter dem Endknoten, also schon außerhalb der Area, sieht man ohne Mühe unter der äußeren Keimschicht große, locker miteinander verbundene Zellen von eigenartig plumpem Aussehen. Es ist dies wieder die auf der vorigen Figur in allererster Andeutung sichtbare Anlage des Mesodermhofes, soweit dieser über die Area hinausgreift. Die durch Punkte angedeuteten Mesodermzellen sind also bereits außerembryonales Mesoderm. Sowohl an dieser, als auch an den vorhergehenden Areae ist der dunkle Fleck in der Mitte der Area circularis sehr gut zu erkennen; er verlängert sich allmählich nach hinten bis zum Vorderende der vom Endknoten ausgehenden Anlage des Primitivstreifens. Wie alsbald klar werden wird, stellt der Fleck die erste Spur der Anlage des vorderen oder Hensenschen Knotens und seine Verlängerung nach hinten die Anlage des vorderen Teiles des Primitivstreifens dar. Man kann sich auch jetzt noch bei der Untersuchung in toto überzeugen, daß der Fleck in erster Linie dadurch entsteht, daß hier und in der nächsten Umgebung die Zellen der unteren Keimschicht

(Lecithophor van Benedens) zahlreicher sind und dichter nebeneinander stehen als sonst; auch sind sie nicht so flach als anderwärts. Nur am Vorderrande der Pars circularis und den Seitenrändern sind sie ähnlich dicht und hoch wie in der Mitte. Diese Erscheinung tritt nicht bloß bei Betrachtung von Totalpräparaten, sondern auch bei der von Schnitten deutlich hervor. In zweiter Linie kommt dann aber als Grund der Verdunkelung des Mittelfeldes der Pars circularis eine mäßige Verdickung der äußeren Zellschicht in Betracht, wovon später noch die Rede sein wird.

Die nächsten drei Embryonen (Fig. 20—22) waren 7 Tage 3 Stunden alt; sie stammten aus einem und demselben Uterus. Der erste von ihnen hatte eine Länge von 1,10 und eine Breite von 0,72 mm. Er war also kleiner als die vorigen; trotzdem war er entschieden weiter entwickelt. Dasselbe gilt von den nächstfolgenden Embryonen. Wie mir scheint, kann man jetzt schon von der Anlage des Hensenschen Knotens und der vorderen Hälfte des Primitivstreifens sprechen, — selbst, wenn man hinsichtlich des vorigen Stadiums vielleicht noch im Zweifel sein konnte. Als Anlage des Hensenschen Knotens erscheint das Zentrum des dunklen Mittelfeldes der Pars circularis und als vordere Hälfte des Primitivstreifens der davon nach hinten ziehende dunkle Streifen, der in den vom Sichelknoten nach vorn ziehenden Streifen kontinuierlich übergeht. Der End- oder Sichelknoten ist zu dieser Zeit sehr viel dunkler und mächtiger als die Anlage des Hensenschen Knotens. Ungemein klar und deutlich ist zu dieser Zeit auch der Mesodermhof zu sehen. Er sieht genau so aus, wie ihn Kölliker zuerst beschrieben hat. Er reicht bis zum Hensenschen Knoten nach vorn und seine Grenze schneidet den Seitenrand der Area an der Grenze zwischen Pars circularis und triangularis. Bei schwacher Vergrößerung erscheint er etwas fleckig, bei stärkerer sieht man ein schönes Netzwerk großer, dunkler, sternförmiger Zellen (im abgebildeten Fall war der linke Rand des Feldes infolge von Faltung des außerhalb der Area gelegenen Teiles der Blastocystenwand an einer Stelle unregelmäßig gestaltet). Nicht immer ist der Mesodermhof oder das Mesodermfeld so deutlich und scharf begrenzt wie hier. Ich habe ihn nur in wenigen Fällen gezeichnet; dort, wo dies geschehen ist, war er aber auch von besonderer Schönheit und mit absoluter Sicherheit zu sehen.

Die gleichalte Area der Fig. 21 war etwas größer; die Länge betrug 1,23, die Breite 0,83 mm. Die Länge des ganzen Primitiv-

streifens vom Vorderende des Hensenschen Knotens bis zum Hinterrande der Area betrug 0,83 mm, während sie im vorigen Fall, soweit man mit einiger Sicherheit messen konnte, nur 0,60 mm betrug. Jetzt ist der Hensensche Knoten schon sehr recht deutlich zu erkennen; ebenso die vordere Hälfte des Primitivstreifens, die innerhalb der Pars circularis liegt; beide sind von einem dunkeln Schatten umgeben, der sich vom dunkeln Mittelfeld früherer Stadien ableitet, in dessen Mitte der Knoten erscheint. Auch jetzt ist der Sichelknoten, der in der Mitt edes Hinterrandes eines ungefähr dreieckigen, mächtigen Feldes der Pars triangularis liegt, durch seine Größe ausgezeichnet. — Der dritte Embryo aus diesem Uterus (Fig. 22) hatte eine Länge von 1,23 und eine Breite von 0,93 mm. Er war also ebenso lang als der vorige, aber etwas breiter. Die Länge des Primitivstreifens betrug 0,77 mm. Pars circularis und triangularis sind wieder sehr deutlich zu erkennen. Auffallend ist, daß der Primitivstreifen hier nicht so weit in die Pars circularis nach vorn reicht, als beim vorigen Embryo (Fig. 21). Hensenscher Knoten und vordere Hälfte des Primitivstreifens sind wieder von einem dunkleren Hof umgeben.

Die Area der Fig. 23, die ein Alter von 7 Tagen hatte, also etwas jünger war als die drei vorigen, steht ziemlich genau auf demselben Stadium wie diese. Sie hat eine Länge von 1,27 und eine Breite von 0,97 mm. Es ist an ihr ein deutlicher Hensenscher Knoten und ein Endknoten zu sehen, aber merkwürdigerweise fehlt zwischen beiden eine Bildung, die man, genau genommen, als Mittelstück des Primitivstreifens bezeichnen könnte; zwar ist zwischen beiden die Area ein wenig dunkler, aber ein eigentlicher Streifen ist nicht zu sehen. Der Abstand zwischen Vorderrand des Hensenschen Knotens und Hinterrand der Area betrug 0,8 mm, was der Länge des Primitivstreifens normaler Keimscheiben dieses Alters entspricht. Der Hensensche Knoten ist von einem dunkeln Feld umgeben, wie dies auch sonst der Fall zu sein pflegt. Von ihm geht, wie die Schnittserie zeigt, ein kurzer Kopffortsatz aus, der aber im Flächenpräparat noch nicht zu sehen war.

Bedeutend älter, aber keineswegs weiter entwickelt, ist die Area der Fig. 24. Ihr Alter beträgt 7 Tage 12 Stunden, ihre Länge 1,30, ihre Breite 0,90 mm. Pars circularis und triangularis sind deutlich unterscheidbar. Der Hensensche Knoten ist, wie meistens zu dieser Zeit, nicht scharf begrenzt, aber doch deutlich und sicher erkennbar.

Von ihm zieht ein breiter dunkler Streifen zum sehr gut ausgebildeten Sichelknoten. Die Sichel ist hier auffallend breit und mächtig. Der Rand des Primitivstreifens ist nicht scharf begrenzt. Sehr schön und scharf begrenzt ist dagegen der Mesodermhof, der ungefähr ebenso weit ausgedehnt ist wie in Fig. 20. Er beginnt vorn ganz schmal am Hensenschen Knoten und wird dann rasch breiter. Sein Rand schneidet den Rand der Area wieder ungefähr an der Grenze zwischen den beiden Regionen derselben. Hier macht sich sehr deutlich eine Zellanhäufung bemerkbar, die der Hauptsache nach innerhalb der Area liegt, aber noch etwas über diese hinaus in den außerembryonalen Teil des Mesoderms übergreift. Vielleicht steht diese Anhäufung von Mesodermzellen, die ich auch sonst zuweilen an Areae entsprechenden Alters gesehen habe, mit der ersten Anlage des Herzens in genetischer Beziehung. Ich bemerke, daß bei einer Area, die nur um eine Stunde älter war als die beschriebene, und deren Maße genau dieselben waren (1,30 : 0,90 mm), bereits ein kurzer Kopffortsatz zu sehen war. Gewöhnlich sind aber Keimscheiben aus der Mitte des achten Tages größer und weiter entwickelt als diese. Trotzdem kann man nicht sagen, daß diese nicht normal gewesen wären.

Die nächste Area (Fig. 25) war nur 7 Tage alt. Sie stammte aus demselben Uterus wie die in Fig. 23 abgebildete. Ihre Länge betrug 1,47, ihre Breite 0,90 mm. Der Hensensche Knoten war sowohl im Flächenbild als in der Querschnittserie nicht sehr deutlich. Von seinem ungefähren Vorderende bis zum Hinterrande der Area, also des Sichelknotens, betrug der Abstand 0,87 mm. Obwohl auf dem Flächenbild zwischen Hensenschen Knoten und Sichelknoten anscheinend kein Primitivstreifen vorhanden war, also ähnlich wie bei der Area der Fig. 23, war ein solcher doch auf der Querschnittserie deutlich nachweisbar; ja, vorn war sogar eine, allerdings nur eben merkbare Primitivrinne aufzufinden, von der im Flächenbild auch nichts zu merken war. Die Grenze des Mesodermhofes war auch jetzt deutlich und sicher zu erkennen.

Eine andere, aus demselben Uterus, aus dem die Areae der Fig. 23 und 25 entnommen waren, stammende Area zeigt uns die Fig. 26. Ihre Länge betrug 1,30, ihre Breite 0,90 mm. Der Abstand vom Vorderrand des Hensenschen Knotens bis zum Hinterrand des mächtigen Endknotens betrug 0,90 mm. Wie die Querschnittserie erkennen ließ, war ein nur auf ein paar Schnitten sichtbarer

Kopffortsatz vorhanden, von dem aber im Flächenbild nichts zu sehen war. In diesem sah es, wie dies in der Figur angedeutet ist, aus, als ob rechts oder links in einiger Entfernung vom Vorderrand des Primitivstreifens vom Mesodermhofe zwei flügelartige Fortsätze nach vorn gingen. Bei der Untersuchung der Querschnittserie konnte ich mich aber davon nicht überzeugen.

Die nächsten beiden Embryonen waren 7 Tage 7 Stunden alt und stammten aus einem und demselben Uterus. Der Embryo der Fig. 27 war 1,63 mm lang und 1,10 mm breit. Pars circularis und triangularis waren nicht deutlich zu unterscheiden. Der Endknoten und die Sichel, deren mittleren Teil jener bildet, waren sehr gut zu sehen. Dagegen sah das Primitivstreifengebiet recht eigentümlich aus. Ein Primitivstreifen, wie man ihn sonst zu sehen gewohnt ist, war überhaupt nur in der vorderen Hälfte erkennbar, und hier war auch auf ihm eine deutliche Primitivrinne als hellere Linie sichtbar. Es war dies also, wie ich betonen möchte, der jüngste Embryo, der im Flächenbilde eine Primitivrinne zeigte; wie gesagt, war eine solche auf Querschnitten schon in jüngeren Stadien eben angedeutet. Die Begrenzung der Primitivrinne, also die Primitivfalten oder -Wülste, sind dunkel und setzen sich nach vorn, immer dunkler werdend in den Hensenschen Knoten fort. Von diesem zieht als mäßig dunkler Streifen der Kopffortsatz eine Strecke weit nach vorn. An seinem Vorderende verbreitert sich der Kopffortsatz ein wenig zu einer rundlichen Platte. In der hinteren Hälfte des Primitivstreifengebietes ist weder von einem Primitivstreifen noch von einer Primitivrinne etwas zu sehen. Erst am Hinterende der Area findet sich wieder als besondere Bildung die Sichel mit Sichelknoten. Letzterer steht also mit dem Primitivstreifen in diesem Falle im Flächenbilde gar nicht in Verbindung. Wir werden später die Schnittbilder dieser Area kennen lernen.

Die Area der Fig. 28 war nur um eine Spur größer; ihre Länge betrug 1,66, ihre Breite 1,10 mm. Die vordere Hälfte des Primitivstreifens war deutlicher als die hintere; sie besaß eine schmale, helle Primitivrinne und dunkle, vorn in den Hensenschen Knoten übergehende Primitivfalten. Die hintere Hälfte des Primitivstreifens war nur eben deutlich erkennbar, aber nicht so scharf ausgeprägt als die vordere; das gleiche gilt von der Primitivrinne. Zwischen der vorderen und hinteren Hälfte der Primitivrinne bestand eine Unterbrechung. Am Hinterende der Area fand sich wieder ein dunkler

Endknoten, auf den sich aber die Primitivrinne nicht fortsetzte.

Vom Hensenschen Knoten zog ein sehr schöner, mäßig langer Kopffortsatz nach vorn. Der Mesodermhof hatte an Ausdehnung bedeutend gewonnen und reichte vorn genau soweit als der Kopffortsatz. Seine Grenze ist links neben dem Kopffortsatz mit * und im außerembryonalen Bezirk mit ** bezeichnet. Ein Bild dieser Art ist in der Literatur nicht vorhanden; alle darüber vorliegenden Darstellungen sind ungenau und zum Teil direkt unrichtig. Die Querschnittserie läßt dort, wo im Flächenbilde die Primitivrinne fehlt, eine sehr breite, ungemein flache Depression, aber keine eigentliche Rinne erkennen; auch in der hinteren Hälfte des Primitivstreifens ist es schwer, auf den Querschnitten eine deutliche Rinne zu sehen.

Ich habe noch zwei weitere Embryonen aus demselben Uterus in Schnitte zerlegt. Beide waren 1,66 mm lang und 1,10 mm breit. Der eine wurde quer, der andere sagittal geschnitten. Beide gaben prachtvolle Bilder, die dasselbe lehrten wie die beiden beschriebenen und abgebildeten. — Embryonen des zuletzt geschilderten Entwicklungsgrades sind sehr schwierig zu erhalten, viel schwieriger als solche anderer Stadien. Woran das liegt, weiß ich nicht. Ist aber einmal diese Stufe erreicht, so schreiten Wachstum und Entwicklung sehr viel rascher fort.

Der Embryo der Fig. 29 war der jüngste, d. h. am wenigsten weit entwickelte von drei Embryonen aus einem Uterus, die ich geschnitten habe. Wie viele Embryonen sonst noch in dem betreffenden Uterus enthalten waren, habe ich nicht notiert. Ihr Alter betrug 7 Tage 12 Stunden. Der abgebildete hatte eine Länge von 2,17 und eine Breite von 1,20 mm. Die beiden anderen Embryonen waren 2,50 mm lang, davon der eine 1,10 und der andere 1,20 mm breit. Bei dem abgebildeten Embryo betrug die Primitivstreifenregion 1,50 mm. Besonders schön und scharf trat der Hensensche Knoten hervor. Von ihm ging, wie die Querschnittserie, von der später noch die Rede sein wird, lehrte, ein Kopffortsatz aus, der vorn schon zum Teil im Begriffe war, in die untere Keimschicht einverleibt zu werden. Der Primitivstreifen trug eine deutliche Primitivrinne, die bis zum Endknoten reichte, auf diesen sich aber nicht fortsetzte. Während in früheren Stadien der Endknoten dunkler war als der Hensensche Knoten, ist jetzt das Umgekehrte der Fall. Über die Beschaffenheit

der Primitivrinne, ihre Breite und ihre Ränder gibt die Figur Auskunft. Die beiden anderen in Schnittserien zerlegten Embryonen aus diesem Uterus waren etwas weiter entwickelt; die Primitivstreifenregion des einen, 1,10 mm breiten, war 1,03 mm lang, die des anderen 1,40 mm. Die geringe Länge beim ersteren ist jedenfalls auffallend. Bei beiden war der Kopffortsatz ganz oder fast ganz aufgelöst. Die Auflösung, d. h. Einbeziehung in die untere Keimschicht schreitet also sehr rasch fort.

Außerdem habe ich zwei Embryonen von 7 Tagen 13 Stunden in Querschnittserien zerlegt. Der eine hatte eine Länge von 2,30 bei einer Breite von 0,90 mm, einen auffallend mächtigen Hensenschen Knoten, aber nur einen kurzen Kopffortsatz; der andere war 2,60 mm lang und 1,10 mm breit, sein Hensenscher Knoten war etwas kleiner, aber immer noch ansehnlich, sein Kopffortsatz länger und vorn schon in Einverleibung in die untere Keimschicht begriffen.

Aus einem 7 Tage 16 Stunden trächtigen Uterus habe ich eine größere Zahl von Embryonen gewonnen, die so schön waren, daß ich mich nicht enthalten konnte, fünf von ihnen abzubilden; sie sind auf Tafel III, Fig. 30 und 31, und Tafel IV, Fig. 1, 2 und 3, zu sehen. Ich habe sie nach ihrer Länge geordnet. Der erste von diesen fünf, der in Fig. 30 zu sehen ist, war 2,30 mm lang und 1,27 mm breit. Die Länge des Primitivstreifens oder, richtiger gesagt, der Primitivstreifenregion, betrug 1,73 mm. Unter der Länge der Primitivstreifenregion verstehe ich den Abstand des Vorderendes des Hensenschen Knotens vom Hinterrand der Area. Der Hensensche Knoten springt deutlich vor und trägt, wie die Querschnittserie zeigt, eine schöne, tiefe Einsenkung. Der Kopffortsatz ist hinten ganz frei, ohne Zusammenhang mit der äußeren und inneren Keimschicht, vorn ist er in die innere Schicht einverleibt. Die Primitivrinne ist vorn tief und von mächtigen Primitivfalten begrenzt, die nach hinten niedriger werden, während gleichzeitig die Rinne verschwindet. Von dem schönen, aber nicht scharf begrenzten Endwulst ziehen rechts und links dunkle Streifen nach vorn, die sich überall in einigem Abstand vom Rande der Area halten. Davon ist auch schon auf der vorigen Figur eine Andeutung zu sehen. Die Pars circularis der Area ist zu dieser Zeit relativ kurz.

Der nächste Embryo (Fig. 31), von dem ein Medianschnitt auf Tafel VI, Fig. 1, abgebildet ist, hatte eine Länge von 2,43 und eine Breite von 1,10 mm. Er besaß einen schönen Kopffortsatz, der zum

Teil frei, zum Teil aber in Einverleibung in die untere Keimschicht begriffen war; davon soll später die Rede sein.

Der dritte Embryo aus diesem Uterus (Tafel IV, Fig. 1) war 2,63 mm lang und 1,17 mm breit. Wie schon bei den früheren Embryonen, ist auch hier der vordere Teil der Primitivrinne von dunklen Rändern begrenzt, den Primitivfalten, und diese werden je weiter nach vorn um so höher und daher dunkler. Vorn erheben sie sich zu einem in diesem Stadium gewöhnlich sehr mächtigen Knoten, dem Hensenschen Knoten, auf dem sich eine Grube meistens sehr tief einsenkt[1]). Vor dieser Einsenkung gehen die beiden dunklen Ränder ineinander über und bilden eine einheitliche, intensiv dunkle Masse, die sich mehr oder weniger weit nach vorn erstreckt. Dies ist auch an dem abgebildeten Embryo sehr deutlich zu sehen. Vom Vorderende dieser dunklen, zapfenförmigen Verlängerung der Vereinigung der Primitivfalten sieht man im Flächenbilde den Kopffortsatz als weniger dunklen Streifen oder Schatten auslaufen. Auch dies ist an dem abgebildeten Embryo noch zu sehen, wenn auch dieser dunkle Streifen nur mehr sehr kurz ist. Diese Kürze hat darin ihren Grund, daß der Kopffortsatz zum großen Teil schon in die innere Keimschicht einverleibt und dadurch sehr stark abgeflacht ist. Der Abstand vom Vorderende des erwähnten Zapfens bis zum Hinterrand der Area betrug bei dem abgebildeten Embryo 1,77 mm. Der Endwulst tritt wieder deutlich in die Erscheinung. Seine dunkelste Stelle reicht aber nicht, wie beim Embryo von Fig. 28, bis an den Hinterrand der Area, sondern liegt vor diesem, so daß also hinter dieser dunkelsten Stelle die Area wieder um eine Spur heller ist. Wie wir sehen werden, ist dies zum Verständnis der folgenden Vorgänge und Veränderungen wichtig. Wie bei den Embryonen der Fig. 30 und 31 der Tafel III gehen wieder von der dunkelsten Stelle des Hinterendes der Area zwei dunkle breite Streifen nach vorn, deren Seitenränder sich wieder in einiger Entfernung vom Rand der Area halten. Von diesem Embryo habe ich eine Sagittalschnittserie, die sehr klare Bilder gab, angefertigt.

Der nächste Embryo (Fig. 2, Tafel IV) war 2,83 mm lang und 1,20 mm breit. Die Länge des Primitivstreifengebietes samt Hensenschem Knoten und Endwulst, also bis zum Hinterrande der Area,

[1]) Von dieser Grube des Hensenschen Knotens ist, offenbar, weil sie in sehr schiefer Richtung nach vorn zieht, auf den Flächenbildern nichts zu sehen. Der helle Streifen entspricht bloß der Primitivrinne.

betrug 1,83 mm. Es hat das Primitivstreifengebiet jetzt die größte Länge erreicht; von da an nimmt es an Länge wieder ab. Von der angegebenen Länge entfallen ungefähr 1,40 mm auf die Primitivrinne, die bei diesem Embryo besonders lang und gut entwickelt ist. Der Kopffortsatz, ohne Hensenschen Knoten, hatte eine Länge von 0,30 mm. Der Endwulst war an diesem Embryo viel heller als es sonst zu sein pflegt. Von den vorn in den Hensenschen Knoten übergehenden Primitivfalten gilt dasselbe, was früher gesagt wurde. Recht lang und deutlich, aber etwas asymmetrisch war die Pars circularis. — Auch diesen Embryo habe ich in Sagittalschnitte zerlegt und einen Medianschnitt in Fig. 2, Tafel VI, gezeichnet. Davon wird später die Rede sein.

Der letzte Embryo aus dem erwähnten Uterus ist in Fig. 3, Tafel IV, abgebildet. Seine Länge betrug 3,00, seine Breite 1,13 mm. Er war auffallend schlank, lang und schmal, ohne aber irgend ein Zeichen einer artifiziellen Dehnung zu zeigen. Die Länge des Primitivstreifengebietes, also die Entfernung von Vorderende des Hensenschen Knotens bis zum Hinterrande der Area betrug 1,77 mm, war also trotz der beträchtlichen Länge des Embryo geringer als früher. Sehr eigentümlich, aber durchaus normal, sieht die Strecke vor dem Hensenschen Knoten aus. Von einem eigentlichen Kopffortsatz kann meiner Ansicht nach nicht mehr gesprochen werden; denn ein solcher ist gleichmäßig dunkel. Der Fortsatz aber, der hier vom Hensenschen Knoten nach vorn zieht, ist in der Mitte hell, und diese helle Mitte wird rechts und links von dunkleren Rändern begrenzt. Nur ganz hinten ist der Fortsatz gleichmäßig dunkel, und ebenso geht er vorn in einen gleichmäßig dunkeln rundlichen Knopf über. Diese eigentümliche Bildung hat mich veranlaßt, den Embryo in Querschnitte zu zerlegen, und diese haben einerseits gelehrt, daß der Kopffortsatz — mit Ausnahme seines hintersten Endes, eben des Teiles, der auf dem Flächenbild gleichmäßig dunkel ist — schon völlig in die untere Keimschicht aufgenommen ist und andererseits, daß der aufgenommene Kopffortsatz, wenn ich diesen Ausdruck gebrauchen darf, in der Mitte ein einschichtiges, kubisches Epithel bildet, das von dickeren Rändern eingefaßt wird. Davon soll später noch die Rede sein.

Nun folgen zwei Embryonen, die zwar jünger und kleiner, aber entschieden weiter entwickelt sind als die vorigen. Sie stammen aus einem und demselben Uterus und waren 7 Tage 12 Stunden alt.

Der erste von ihnen (Fig. 4) war 2,50 mm lang und 1,20 mm breit. Die Primitivstreifenregion betrug nur 1,40 mm. Vor dem Hensenschen Knoten und dem Rest des Kopffortsatzes fand sich ein ziemlich breiter heller Streifen ohne oder nur hie und da mit undeutlichen dunkleren Rändern, der vorn mit einem dunkleren Fleck abschloß. Wie die Querschnittserie durch den Embryo lehrte, entsprach der helle Streifen einem breiten einschichtigen, kubischen Epithel, in das der früher hier vorhandene Kopffortsatz ausgezogen war. Der dunkle Fleck am Vorderende war gleichfalls durch die Einbeziehung des Kopffortsatzes in die untere Keimschicht verursacht, jedoch war das Querschnittsbild, wie noch mitgeteilt werden wird, ein anderes als im Bereiche des hellen Streifens. Sehr eigentümlich waren dunklere, langgestreckte, fleckige Stellen an den Seitenrändern der Area, ziemlich genau entsprechend der Grenze zwischen den beiden, früher unterscheidbaren und auch jetzt noch erkennbaren, wenn auch in ihrer Form sehr wesentlich veränderten Regionen (Pars circularis und triangularis); ich habe sie auch am folgenden Embryo gesehen und gezeichnet; aber es wollte mir nicht gelingen, sie als regelmäßige Erscheinungen solcher Flächenbilder nachzuweisen. Was sie zu bedeuten haben, kann ich nicht sicher sagen; ich kann nur eine Vermutung aussprechen. Es wurde früher erwähnt, daß bei jungen Keimscheiben (vgl. Fig. 24, Tafel III) dort, wo der Rand des Mesodermfeldes den Rand der Area schneidet, zuweilen eine größere Anhäufung von Mesodermzellen beobachtet werden kann, die gleichfalls im Flächenbilde ein fleckiges Aussehen veranlaßt. Vergleicht man nun das Bild der Fig. 24 mit den Bildern der Fig. 4 und 5 der Tafel IV und dann weiter diese mit den Bildern der Fig. 12—16 derselben Tafel, so kann man sich, wie mir scheint, des Gedankens nicht erwehren, daß die dunkeln Flecke etwas mit der Bildung des Herzens zu tun haben.

Der Endknoten zeigt wieder dieselbe Eigentümlichkeit, wie in den unmittelbar vorhergehenden Stadien. Hinter der Primitivrinne kann man also wieder zwei Strecken unterscheiden: eine dunklere und eine hellere; von der dunkleren gehen breite Streifen nach vorn.

Der zweite Embryo aus diesem Uterus (Fig. 5, Tafel IV) war ungefähr ebenso lang wie der vorige, also wieder 2,50 mm, dagegen ein wenig schmäler, 1,10 mm. Die Primitivstreifenregion war entschieden kürzer, nämlich nur 1,03 mm, und dadurch erweist sich der Embryo als weiter entwickelt. Der Primitivstreifen hat bei

diesem und dem vorhergehenden Embryo begonnen, sich ganz aus der, wenn auch nicht mehr so regelmäßig gestalteten, aber doch immerhin deutlich kenntlichen Pars circularis der Area in die Pars triangularis zurückzuziehen. Während er, wie wir gesehen haben, anfangs bis ungefähr in die Mitte der ersteren reichte, berührt er jetzt nur noch ihren hinteren Rand. Die vor dem Hensenschen Knoten gelegene Strecke bietet wieder ein eigenartiges Aussehen. Wie beim Embryo der Fig. 4 bemerken wir einen hellen Streifen, der vorn zu einem dunkleren Fleck führt. Dieser umkreist in unserem Fall das Vorderende des hellen Streifens. Innerhalb des hellen Streifens oder Bandes sieht man einige unregelmäßige, dunkle Flecke; diese rühren daher, daß unterhalb des einschichtigen, niedrigen, kubischen Epithels, zu dem der Kopffortsatz hier umgewandelt ist, einige Zellen der Darmdotterplatte liegen geblieben sind. Davon wird später die Rede sein. Der helle Streifen oder das helle Band ist am Hinterende von zwei dunkleren schmalen Säumen begrenzt, die aber keineswegs schlechthin als Fortsetzungen der Primitivfalten aufgefaßt werden können. Vom Hensenschen Knoten geht ein eben merkbarer Fortsatz als relativ unveränderter Rest des Kopffortsatzes nach vorn, welcher rechts und links von den erwähnten dunklen Säumen zwischen sich gefaßt wird.

Aus demselben Uterus habe ich noch einen dritten Embryo in Schnitte zerlegt. Die Querschnittserie bot ganz herrliche, klare Bilder. Davon sind auf Tafel VI, Fig. 3a—3f sechs abgebildet. Sie werden später besprochen werden. Der Embryo war kürzer als die beiden beschriebenen; seine Länge betrug 2,17, seine Breite 1,20 mm; die Länge der Primitivstreifenregion betrug 1,50 mm. Der Embryo war also weniger weit entwickelt als die vorigen. Der Kopffortsatz war stellenweise im Begriff, in die untere Keimschicht einverleibt zu werden; sein Vorderende war bereits ganz in diese aufgenommen. Sehr schön sprang der Hensensche Knoten vor, in den sich eine tiefe, nach unten etwas erweiterte Höhle einsenkte.

Die nächsten vier Embryonen (Fig. 6—9) stammten wieder aus einem und demselben Uterus und waren 7 Tage 19 Stunden alt. Der erste von ihnen (Fig. 6) ist im Vergleich mit den vorigen auffallend kurz und breit; es liegt aber, wie ich ausdrücklich hervorhebe, weder bei den einen, noch bei den anderen eine Entstellung vor. Die Länge betrug 2,33, die Breite 1,33 mm; die Länge des Primitivstreifen-

gebietes 1,33 mm. Am Vorderende desselben war ein schöner, dunkler Hensenscher Knoten vorhanden. Die Querschnittserie zeigt, daß auf ihm eine kleine Grube vorhanden ist, eine Grube, die aber nur auf zwei Schnitten der Serie zu sehen und ziemlich seicht ist. Diese Grube, die eine Längsausdehnung von nur 0,015 mm hatte, war wieder, wie gewöhnlich (vgl. o.), im Flächenbilde nicht zu sehen.

Drei Schnitte weiter hinten begann dann die Primitivrinne. Die Grube auf dem Hensenschen Knoten und die Primitivrinne waren also durch eine Brücke voneinander getrennt. Die Primitivrinne war, abgesehen vom sehr schmalen Vorderende, auffallend breit und hatte, wie in der Mehrzahl der Fälle, zackige Ränder. Sie reichte bis an den dunklen Teil des Endwulstes. Unmittelbar vor dem Hensenschen Knoten ist wieder ein Rest des Kopffortsatzes zu bemerken, der auf den Querschnitten dieselben Bilder gibt wie in früheren Stadien. Und nun folgt wieder ein breiter, aber diesmal relativ kurzer, heller Streifen, der von unregelmäßigen zackigen Rändern begrenzt ist. Unmittelbar in der Mitte dieses Streifens oder Bandes ist ein winzig kleiner, unregelmäßiger dunkler Fleck zu sehen.

Der zweite Embryo aus diesem Uterus (Fig. 7) war 2,40 mm lang und 1,53 mm breit. Das Primitivstreifengebiet hatte eine Länge von 1,40 mm. Der Hensensche Knoten war, wie die Querschnittserie lehrte, sehr flach; trotzdem prägte er sich im Flächenbilde, wie die Figur zeigt, sehr schön aus. Auffallend war der helle Streifen oder das helle Band vor dem Hensenschen Knoten. Wie wir sehen werden und wie ich schon angedeutet habe, besteht derselbe aus zwei Lagen niedriger kubischer Zellen: außen aus dem Ektoderm, das hier viel niedriger ist als an den Seiten, und in der Tiefe aus dem in die Breite gezogenen ehemaligen Kopffortsatz, der zu einer einschichtigen Platte geworden ist.

Der dritte Embryo (Fig. 8) war ebenso lang, aber schmäler, also im ganzen etwas kleiner als der vorige, aber entschieden etwas weiter entwickelt. Die Länge betrug 2,40, die Breite 1,33 mm, die Länge des Primitivstreifengebietes 1,30 mm. Der Embryo ist in mehrfacher Beziehung wichtig und interessant. Der Hensensche Knoten wird von den jetzt zum erstenmal deutlich hervortretenden Medullarfalten umfaßt. Die von diesen begrenzte Medullarrinne, die aus der dem hellen Streifen vor dem Hensenschen Knoten entsprechenden Rückenrinne der früheren Stadien hervorgegangen ist,

ist in der Mitte am breitesten; ihr Boden ist hier am hellsten; vor dieser Stelle wird die Rinne schmäler und ihr Boden etwas dunkler; auch hinter ihr verschmälert sich die Rinne, und ihr Boden wird hier am dunkelsten. Diese besonders dunkle Strecke der Medullarrinne nimmt ungefähr den vierten oder dritten Teil derselben ein.

Die vordere dunklere Partie der Area, die aus zwei, vor der Medullarrinne im Bogen ineinander übergehenden Hälften besteht, ist, wie ein Vergleich mit den vorhergehenden Figuren lehrt, aus der Pars circularis hervorgegangen. Während nun die hintere Grenze dieses aus der Pars circularis hervorgegangenen Gebietes bei den nächst jüngeren Embryonen ziemlich genau mit dem Vorderende der Primitivstreifenregion zusammenfällt, beginnt diese jetzt erst etwas weiter hinten. Mit anderen Worten: Bei den Embryonen 6 und 7 nahm die Primitivstreifenregion ziemlich genau die frühere Pars triangularis ein, ohne auf die Pars circularis, bis in deren Mitte sie früher gereicht hatte, überzugreifen. Jetzt dagegen hat sich *die Primitivstreifenregion schon aus dem vordersten Teil der Pars triangularis zurückzuziehen begonnen.* Aber auch sonst bietet der Embryo noch einige bemerkenswerte Eigentümlichkeiten. Vor allem fällt es auf, wie ungemein schmal zu dieser Zeit die Primitivrinne ist. Dann aber, und das weist auf die Art des Wachstums der äußeren Schicht in dieser Gegend hin, sieht man *die Zellen rechts und links neben der Primitivrinne sehr deutlich zu queren, senkrecht auf die Richtung dieser Rinne gestellten Reihen aneinander geordnet,* so daß hier eine eigentümliche *Querstreifung* entsteht. Diese Stellung der Zellen und die aus ihr resultierende Querstreifung der Primitivstreifenregion neben der Primitivrinne kann keine andere Bedeutung haben als die, daß die Zellen von der lateralen Seite her gegen die Primitivrinne vorgeschoben werden, um hier in die Tiefe zu rücken und dann ins Mesoderm überzugehen. Gerade solche Bilder, wenn sie auch selten sind, haben eine große Bedeutung für das Verständnis des Wachstums der Area und ihrer Teile. Hinter der Primitivrinne ist der Endwulst zu sehen, und an diesem wieder ein hellerer peripherischer Saum und eine dunklere vordere Zone, die bogenförmig das Hinterende der Primitivrinne umgreift, und von der in einigem Abstand vom Rande der Area dunkle Schatten nach vorn ziehen. Zwei Querschnitte durch diesen Embryo, die sowohl die Breite der Medullarrinne, als auch die Breite der aus dem Kopffortsatz entstan-

denen Platte zeigen, sind auf Tafel VI, Fig. 4a und 4b abgebildet. Von ihnen wird später die Rede sein.

Der in Fig. 9 abgebildete gleichalterige Embryo zeigte sich abermals etwas weiter entwickelt als der vorige. Seine Länge betrug 2,60, seine Breite 1,20 mm. Letztere war also merklich geringer als die des vorigen Embryo, weshalb auch der Embryo ein schlankeres Aussehen hatte. Der Boden der Medullarrinne zeigte auch jetzt in Beziehung auf seine Helligkeit drei Abschnitte. Am hellsten ist die Mitte, wo die Rinne zugleich am breitesten ist. Von hier nach vorn wird diese schmäler und ihr Boden zugleich etwas dunkler. Am dunkelsten ist wieder der hinterste Abschnitt. Hier ist die Rinne etwas schmäler als in der Mitte und zugleich gegen diese durch eine deutliche Einschnürung abgesetzt. Eine solche war auch schon beim früheren Embryo eben merklich angedeutet. Die dunklere Vorderregion der Area, wie ich den auf die Pars circularis zurückzuführenden Abschnitt derselben bezeichnen will, reicht ungefähr bis zu der eben erwähnten Einschnürung. Die Medullarfalten laufen hinten an die Seiten des Hensenschen Knotens heran. Der Abstand vom ungefähren Vorderende des letzteren bis an den Hinterrand der Area, also die Länge der Primitivstreifenregion, beträgt jetzt 1,27 mm. Wie im vorigen Fall ist die Primitivrinne ungemein schmal, zugleich etwas wellig gebogen. An diesem Embryo bemerkt man schon eine seichte Einbuchtung der Seitenränder. Sie liegt ungefähr in der Höhe der früher erwähnten Einschnürung der Medullarrinne. Durch diese Einbuchtung der beiden Seitenränder wird die spätere Bisquitform des Embryo eingeleitet. Von diesem Embryo habe ich eine Sagittalserie angefertigt.

Beträchtlich weiter entwickelt war der Embryo der Fig. 10. Er stammte aus einem Kaninchen, das 8 Tage trächtig war; seine Länge betrug 2,90, seine Breite 1,23 mm. Er war der jüngste, d. h. am wenigsten weit entwickelte von sechs Embryonen aus demselben Uterus; alle anderen besaßen schon zwei oder drei vorn und hinten deutlich begrenzte Urwirbel. Aber auch er war nicht mehr weit von der Urwirbelbildung entfernt. Er war gerade merklich bisquitförmig; die nur erst angedeutete Einbuchtung der Seitenränder entsprach dem breitesten und hellsten Abschnitte der Medullarrinne. Diese war vor dieser breiten Stelle auffallend schmal und ihr Boden dunkler. Ganz vorn wichen die Medullarfalten divergierend auseinander, um allmählich zu verschwinden. Der hinterste Abschnitt der Medullar-

rinne war wieder sehr breit, ähnlich wie bei den beiden vorigen Embryonen, und gegen den mittleren Teil durch eine Einschnürung abgesetzt; sein Boden war dunkler. Die diesen letzten Abschnitt der Medullarrinne begrenzenden Medullarfalten waren an ihrem Hinterende etwas dicker als sonst, ohne aber ineinander überzugehen. Ich habe mir große Mühe gegeben, sie genau so zu zeichnen, wie sie zu sehen waren. Dasselbe gilt natürlich auch von den anderen Figuren. Das Bild erinnert etwas an einige Bilder van Benedens; aber ich muß bemerken, daß ich nie Bilder gesehen habe, die genau den von van Beneden gezeichneten aus diesen Stadien entsprachen; sowohl der Hensensche Knoten als das Hinterende der Medullarfalten sahen stets anders aus als sie dort wiedergegeben sind. Die dunkle Vorderregion oder Vorderzone, die, wie erwähnt, von der Pars circularis abzuleiten ist, war deutlich in eine innere rundliche Zone und einen diese umgebenden äußeren Hof geteilt. Die erstere ist für die Hirnbildung von Wichtigkeit, der letztere hat damit nichts zu tun. In diesem Hofe bemerkt man in geringer Entfernung vom Seitenrand der Area rechts und links eine dichtere Anhäufung von Mesodermzellen. Dies ist zweifellos die Anlage des Herzens. Diese tritt also schon vor der Urwirbelbildung auf. Sie wurde zu dieser Zeit noch nie gesehen. Wie schon früher hervorgehoben, ist aber die erste Herzanlage vielleicht noch sehr viel älter, ja sie tritt vielleicht schon in einem Stadium auf, in welchem noch kein Kopffortsatz des Primitivstreifens vorhanden ist (vgl. Tafel III, Fig. 24). Unmittelbar hinter der von der Pars circularis ableitbaren Region bemerkt man neben dem breitesten und hellsten Teil der Medullarrinne rechts und links die allererste Andeutung eines Urwirbels. Freilich: wüßte man nicht, daß hier in der unmittelbar darauf folgenden Zeit der erste Urwirbel entstehen werde, so würde man wohl sicher diese Stelle nicht für besonders beachtenswert halten. Von einer Primitivrinne ist an diesem Embryo nichts mehr zu sehen. Damit soll aber nicht gesagt sein, daß sie stets zu dieser Zeit fehlt; ich habe, wovon gleich noch die Rede sein wird, an zwei Embryonen mit deutlich entwickeltem erstem Urwirbel noch eine Primitivrinne gesehen. Dagegen darf man wohl noch von einem Primitivstreifen sprechen als von einer dunkleren Bildung, welche vom Hinterende der Medullarrinne eine Strecke weit nach hinten zieht. In einiger Entfernung von dem mäßig zugespitzten Hinterende der Area ist wieder ein dunklerer Wulst wahrzunehmen, von dem, wie

früher, rechts und links breite dunkle Streifen nach vorn ziehen. Hinter dem Wulst ist die Area wieder weniger dunkel.

Wir kommen nun zu den Embryonen mit einem Urwirbel. Da habe ich denn von einer sehr merkwürdigen Erscheinung zu berichten. Ich habe nämlich zwei Arten von Embryonen dieser Entwicklungsstufe beobachtet: die eine war kurz, breit und gedrungen, die andere lang, schmal und schlank. Einer der ersteren Art ist in Fig. 11, Tafel IV, abgebildet. Er war 7 Tage 19 Stunden alt und stammte aus demselben Tier, aus dem auch die Embryonen der Fig. 6—9 entnommen sind. Diesen Embryo habe ich in Querschnitte zerlegt. Einen zweiten, der genau dasselbe Bild gab, habe ich in toto aufbewahrt; er war 7 Tage 23 Stunden alt. Davon, daß diese Embryonen nicht normal gewesen wären, kann keine Rede sein. Der auf Tafel IV, Fig. 11, abgebildete Embryo war 2,23 mm lang und 1,20 mm breit. Er gehörte, wie gesagt, der kurzen breiten Art an. Von der langen schmalen habe ich keinen abgebildet; aber ich besitze eine Skizze eines solchen von 7 Tagen 19 Stunden aus demselben Uterus, aus dem der kurze breite stammte. Leider war ich mit der Nadel beim Präparieren in den linken Urwirbel gekommen; der rechte Urwirbel aber war intakt. Der Embryo hatte eine Länge von 2,90 mm bei einer Breite von 0,97 (vorn) und 1,00 mm (hinten), Er war also ganz besonders schlank; aber mißbildet war er sicher nicht. Das kleine Loch im linken Urwirbel war nach der Konservierung entstanden, und da der Urwirbel der anderen Seite unverletzt war, war auch die Querschnittserie, die ich von dem Embryo anfertigte, sehr gut zu gebrauchen. Auch an diesem schlanken Embryo war der Urwirbel, genau so wie bei den kurzen, seitlich von der breitesten Stelle der Medullarrinne gelegen. An der letzteren waren genau dieselben drei Abschnitte zu unterscheiden wie sonst. Auch war in beiden Fällen noch eine Primitivrinne vorhanden. Der schlanke Embryo hielt in seinem Habitus ziemlich genau die Mitte zwischen den Embryonen der Fig. 11 und 12.

Ich will nun genauer auf die Beschreibung der Embryo der Fig. 11 eingehen. Er ist deutlich bisquitförmig. Das gleiche gilt von dem zweiten kurzen Embryo dieses Stadiums und ebenso auch von dem langen schmalen. Man kann also sagen, daß stets, wenn ein Urwirbel vorhanden ist, der Embryo bisquitförmig ist. Diese Form war bereits in früheren Stadien vorbereitet und ist auch in den nächstfolgenden sehr deutlich erkennbar. Die engste Stelle

entspricht stets der Stelle, an der der Urwirbel liegt. Man gewinnt den Eindruck, als ob bei der Bildung des Urwirbels sich das Material in der Richtung gegen die Medullarrinne zusammendrängte. Die Herzanlage war offenbar bei diesem Embryo nicht oder nicht deutlich zu sehen; sonst würde ich sie gezeichnet haben. Die Querschnittserie zeigt auch, daß sie vorhanden war. Sie lag, wie bei dem Embryo der Fig. 10 und den Embryonen der Fig. 12—16 vor der Urwirbelregion, aber zugleich mehr seitlich, also in demjenigen Teil der Area, der schon der Bauchseite angehört. Bei dem zweiten Embryo vom gedrungenen Typus war gleichfalls eine Herzanlage vorhanden; sie gab sich als dunkle Stelle seitlich von der Hirnplattenanlage zu erkennen. Nach außen von der eigentlichen Embryonalanlage — der Area — folgt, wie auch sonst in den nächst vorhergehenden und den folgenden Stadien, ein schmaler heller Hof und auf diesen folgt die schon von van Beneden beschriebene hufeisenförmige Placentarzone, die den Embryo und den diesen umgebenden hellen Hof von hinten und den Seiten her umgreift.

Der nächste, in Fig. 12 abgebildete Embryo war 8 Tage alt; er stammte aus demselben Uterus wie die in den Fig. 10, 13 und 14 abgebildeten Embryonen; außer diesen habe ich noch zwei weitere aus diesem Uterus geschnitten, von denen der eine zwei, der andere drei Urwirbel hatte. Der abgebildete Embryo gehört dem schlanken, gewöhnlichen Typus an. Er hatte eine Länge von 3,10 mm; vorn war er 1,10, in der Mitte an der engsten Stelle 0,90 und hinten 1,20 mm breit. Er war sehr schön bisquitförmig. Die beiden Urwirbel waren vorn und hinten scharf begrenzt; die gleichnamigen Urwirbel der beiden Seiten waren etwas gegeneinander verschoben, was aber nicht als Artefakt anzusehen ist. Freilich ist es nicht richtig, daß, wie van Beneden meinte, die Verschiebung eine konstante Erscheinung ist. Im Gegenteil: dieser Embryo war der einzige mit zwei Urwirbeln, der die Verschiebung zeigte. Die beiden anderen, nahezu gleichalterigen der Fig. 13 und 14 und ein weiterer, von dem ich eine Skizze angefertigt habe, zeigten eine strenge Symmetrie des Urwirbelgebietes. Die Medullarrinne war ungemein schmal und tief; nur hinter dem Urwirbelgebiet verbreiterte sie sich ein wenig. Die ungeheuere Breite der Medullarrinne der vorhergehenden Stadien ist also eine vorübergehende, aber zugleich konstante Erscheinung; sie findet sich immer einige Zeit nach der Einverleibung des Kopffortsatzes in die untere Keimschicht.

Ein Hensenscher Knoten ist im Flächenbilde nicht mehr zu sehen; die Querschnittserie zeigt aber doch noch auf einigen wenigen Schnitten Bilder, welche auf die früheren Verhältnisse hinweisen. Das Primitivstreifengebiet ist noch kürzer geworden. Eine Primitivrinne ist nicht mehr vorhanden; verfolgt man aber den dunkeln, medianen Streifen, der vom Ende des Medullarrohres nach hinten zieht und früher die Primitivrinne trug, so kommt man, wie schon früher, zu einem besonders dunkeln Feld, von dem rechts und links dunkle Streifen oder Bänder nach vorn ins Urwirbelgebiet ziehen. Hinter diesem dunkeln Feld ist eine eben merkliche hellere Stelle. Untersucht man diese auf Querschnitten, so bemerkt man eine leichte Einsenkung. Diese ist, wie die weitere Entwicklung zeigt, die erste Anlage der Afterbucht. Sie gehört noch dem Primitivstreifengebiet an; erst hinter ihr löst sich das Mesoderm vom Ektoderm ab und zugleich treten in jenem kleine unregelmäßige Höhlen auf, die in späteren Stadien zu einer großen kontinuierlichen Höhle miteinander verschmelzen. Hat man einmal in diesem Stadium die erste Anlage der Afterbucht gefunden, so gelingt es nicht schwer, sie auch noch in das der Urwirbelbildung unmittelbar vorausgehende Stadium der Fig. 10 zurückzuverfolgen. Hinter der Afterbucht trennt sich, wie gesagt, das Mesoderm vom Ektoderm, und dann folgt ein auch im Flächenbilde sehr gut zu erkennender Wulst, der bis zum Rande der Area reicht; dies ist der Allantoiswulst. Ein Vergleich mit den vorhergehenden Bildern lehrt, daß auch er schon in Stadien zurückzuverfolgen ist, in welchen noch kein Urwirbel gebildet ist.

Die nächste Figur (Fig. 13) zeigt einen Embryo von ungefähr derselben Entwicklungsstufe. Seine Länge betrug 3,00, seine Breite in der vorderen Hälfte 1,10 mm. Wie der frühere hatte auch er zwei vorn und hinten scharf begrenzte Urwirbel; aber hinter dem zweiten war schon deutlich ein dritter in Bildung begriffen. Von der Medullarrinne gilt im ganzen dasselbe wie von der des vorigen Embryo; nur ist sie in der ganzen Ausdehnung, ganz besonders aber in dem hinter dem Urwirbelgebiet gelegenen Abschnitt, breiter. Am Hinterende des Primitivstreifens war hier an der mit einem Sternchen (*) bezeichneten Stelle viel deutlicher als früher die Afterbucht zu sehen. Sie gab sich im Flächenbild als ein heller Fleck zu erkennen. Die Querschnittserie lehrte, daß geradeso wie beim früheren Embryo und einem anderen, gleichalterigen, von dem ich eine Sagittalschnitt-

serie angefertigt habe, der Grund der Bucht nicht etwa bloß vom Ektoderm gebildet wird, sondern daß mit diesem noch das Mesoderm verbunden ist. Es geht also daraus wieder hervor, daß die Afterbucht noch dem Primitivstreifengebiet, wenn auch seinem hintersten Ende, angehört. Auch an diesem Embryo ist wieder deutlich hinter der Afterbucht der Allantoiswulst (**) erkennbar. Was die innere Keimschicht in dieser Gegend betrifft, so ist es auffallend, daß sie sich unterhalb der Afterbucht zu einer Grube vertieft. Auch dieser Umstand mag dazu beigetragen haben, daß die Afterbucht bei diesem Embryo im Flächenbilde so deutlich zu erkennen war. Im vorigen Stadium war von einer solchen Grube der inneren Keimschicht kaum etwas zu sehen. Viel deutlicher als bei irgend einem der bisher betrachteten Embryonen war bei diesem in der von Kölliker sogenannten Parietalzone, vor der Urwirbelregion, seitlich von den mächtigen Hirnplatten, die paarige Herzanlage zu sehen. Jede der beiden Hälften gibt sich im Flächenbilde bei durchfallendem Licht unter der Form zweier dunkler Streifen zu erkennen, die durch einen hellen Zwischenraum voneinander getrennt sind. Von den beiden dunklen Streifen ist der mediale breiter als der laterale. Die Querschnittserie läßt über die Bedeutung der Streifen und des von ihnen begrenzten hellen Zwischenraumes nicht im Zweifel. Der äußere Streifen ist die dünne Somatopleura, der innere die dicke, aus Cylinderzellen bestehende Splanchnopleura, die Höhle zwischen beiden die Perikardialhöhle oder die seinerzeit von His so genannte „Hals- oder Parietalhöhle". Besser ausgedrückt, ist die äußere und zugleich dorsale Lamelle des Mesoderms, die Anlage des parietalen Perikards, die innere und zugleich ventrale, wenigstens zum Teil, die Anlage des visceralen. Ein Endothelrohr des Herzens oder inneres Herzhäutchen Köllikers ist im strengen Sinne des Wortes noch nicht vorhanden. Wohl aber finden sich schon unter der visceralen Mesodermplatte Zellen, welche später das Endothelrohr aufbauen. Diese Zellen sind auch schon in früheren Stadien nachweisbar.

In Fig. 14 habe ich noch einen dritten Embryo mit zwei vorn und hinten scharf begrenzten Urwirbeln abgebildet; auch bei ihm war schon ein dritter Urwirbel in Bildung begriffen. Die Länge des Embryo betrug 2,80, die Breite im vorderen Drittel 1,34 mm. Der Embryo war also kürzer und breiter als die vorigen. Von den Eigentümlichkeiten, die er erkennen ließ, hebe ich folgende hervor.

Die Medullarrinne ist breiter als bei dem Embryo der Fig. 12, in der Urwirbelregion auch breiter als bei dem der Fig. 13. Sie zeigte am Vorderende eine Bildung, der man auch sonst nicht selten bei Embryonen dieses oder ähnlichen Alters begegnet. Die als dunkle Streifen erscheinenden medialen Ränder der beiden Medullarplatten wichen nämlich vorn stark auseinander, und in den von ihnen umfaßten Winkel schob sich ein etwa dreieckiger Lappen der Hirnplatte hinein. Van Beneden hat diesen Lappen an mehreren Embryonen, wenn auch nicht immer ganz richtig, zur Darstellung gebracht. Eine Andeutung davon findet sich auch an dem Embryo der Fig. 13, nicht aber an dem der Fig. 12. An dem nächstfolgenden Embryo (Fig. 15), von dem gleich die Rede sein soll, kann man in der mittleren Hervorragung der Hirnanlage diesen Lappen wieder erkennen. Sehr schön sind an dem Embryo der Fig. 14 die Afterbucht (*) und der Allantoiswulst (**) zu sehen. Auch die Herzanlage ist wieder deutlich erkennbar. Da der Embryo eine überaus regelmäßige Form hatte, habe ich ihn in Sagittalschnitte zerlegt. Ein anderer Embryo derselben Entwicklungsstufe war 2,87 mm lang und vorn 1,10 mm breit. Afterbucht, Allantoiswulst, Herzanlage usw. waren sehr deutlich zu erkennen; ebenso schob sich vorn ein medianer Hirnlappen zwischen die zwei divergierenden Medullarfalten. Ich habe ihn in Querschnitte zerlegt. Auch ein vierter Embryo mit zwei vorn und hinten scharf begrenzten Urwirbeln und einem dritten in Bildung zeigte die gleichen Verhältnisse; namentlich war auch bei ihm ein medianer, dreieckiger Lappen zu sehen. Ich habe den Embryo in toto aufbewahrt. Er war etwas kleiner als die anderen und sehr schön bisquitförmig. Sehr klar war die helle, den Embryo umgebende Zone und nach außen von dieser, und zwar seitlich und hinten, die tiefdunkle Placentarzone zu sehen. Der Embryo war 8 Tage alt.

Auch von Embryonen mit drei Urwirbeln habe ich eine größere Zahl untersucht; vier habe ich in toto aufbewahrt, zwei in Schnittserien zerlegt. Sie waren fast alle 7 Tage 20 Stunden bis 8 Tage alt. Einen 7 Tage 20 Stunden alten habe ich auf Tafel IV, Fig. 15, abgebildet; er war auffallend klein, aber durchaus normal. Seine Länge betrug 2,50 mm. Ein zweiter Embryo aus demselben Uterus war gleichfalls klein; er hatte um einen Urwirbel mehr; maß aber auch in der Länge nur 2,70 mm. Bei dem in Fig. 15 abgebildeten mit drei vorn und hinten scharf begrenzten Urwirbeln und einem vierten

hinter dem dritten in Bildung, hatte auch die unmittelbar vor dem ersten Urwirbel gelegene Region angefangen, sich nach Art eines Urwirbels umzubilden; davon soll später noch die Rede sein. Ein anderer Embryo von 8 Tagen mit drei vollkommen scharf begrenzten Urwirbeln und einem vierten in Bildung war 3,00 mm lang, ein anderer aus demselben Uterus 2,75 mm lang, ein dritter gleichfalls aus demselben Uterus stammender sogar 3,25 mm lang. Die Entwicklung kann sich, wie zu jeder Zeit, auch zu dieser verzögern. Ich bewahre mehrere Embryonen von 8 Tagen auf, die durchaus normal waren und sehr schöne Bilder gaben, bei denen aber noch nicht ein einziger Urwirbel zur Entwicklung gekommen war. Andererseits besitze ich eine Querschnittserie eines Embryo von 8 Tagen 12 Stunden, der nur drei Urwirbel und einen vierten in Bildung zeigte.

Die auf Tafel IV, Fig. 15 und 16, abgebildeten Embryonen gaben so wunderbar klare übersichtliche Bilder, daß ich etwas länger bei ihnen verweilen will. Was zunächst den Embryo der Fig. 15 betrifft, so erscheint vor allem die Anlage des Gehirns sehr deutlich in zwei Teile geteilt, einen vorderen breiten, mächtig nach beiden Seiten ausladenden, und einen hinteren schmalen, bis zur Urwirbelregion reichenden. Jener stellt zweifellos die Anlage des primären Vorderhirns dar, und seine mächtigen Ausbuchtungen hängen wohl sicher mit der Bildung der ersten Anlagen der Augenblasen zusammen; dieser ist vor allem Anlage des Mittelhirns; ob und wieviel auch vom primären Hinterhirn (dem Rhombencephalon) aus ihm hervorgeht, vermag man zunächst nicht zu entscheiden. Zweifellos beteiligt sich auch der in der Urwirbelregion gelegene Abschnitt der Hirnanlage an der Bildung des Rautenhirns, zum mindesten geht daraus ein Teil des verlängerten Markes hervor. Am Vorderrand der mächtigen Anlage des primären Vorderhirns sieht man in der Mitte einen in zwei Höcker geteilten kleinen Lappen; ich habe diesen auch sonst mehrmals gesehen; häufig aber sind die beiden Höcker nicht getrennt unterscheidbar, sondern bilden einen einfachen medianen Wulst, wie dies auch an dem nur wenig weiter entwickelten Embryo der Fig. 16 zu sehen ist. Die Medullarrinne ist vorn ziemlich breit und in diesen breiten Teil ragt von dem medianen Lappen ein eben erkennbarer dunkler Schatten hinein. Dann, im Bereich des Teiles der Anlage, der zum Mittelhirn wird, ist die Rinne schmal, um im Urwirbelgebiet wieder breiter zu werden; am breitesten

aber ist sie hinter diesem Gebiet. Die sie begrenzenden Ränder, die im Urwirbelgebiet und vor allem unmittelbar dahinter an Deutlichkeit etwas verloren haben, werden ganz hinten, wo sie zugleich in einem spitzen Bogen ineinander übergehen, wieder dunkler und deutlicher. Hinter der Medullarrinne ist sehr deutlich, deutlicher als bei den unmittelbar vorhergehenden Embryonen, der kurze Primitivstreifen sichtbar, der an seinem Hinterende breiter ist als vorn. Unmittelbar hinter diesem dunklen Ende ist wieder eine helle Stelle sichtbar, als Anlage des Afters, und hinter dieser, wie schon früher, der dunkle Allantoiswulst, der an seinem Hinterende unregelmäßige Flecke zeigt. Dann folgt die helle außerembryonale Zone, die Kölliker in Anlehnung an die Verhältnisse beim Huhn als Area pellucida bezeichnete, und auf diese die sogenannte Area opaca, die bei den Säugetieren allerdings etwas ganz anderes ist als bei den Vögeln, indem sie dort von ihrem ersten Anfang an auf die Bildung der Placenta hinweist, die Placentarzone oder Ektoplacenta darstellt und also dem Ektoderm angehört, während sie bei den Vögeln ihren Grund in den mächtigen, mit Dotter beladenen Zellen der unteren Keimschicht hat. (Ich habe diese Zellen schon vor 25 Jahren als Dotterzellen bezeichnet; diese Dotterzellen sind mit dem, was His mit diesem Namen bezeichnet hat, nicht zu verwechseln.) Die Urwirbelregion besteht, wie erwähnt, aus drei vorn und hinten scharf begrenzten Urwirbeln und einem hinter ihnen in Bildung begriffenen, aber vom Mesoderm der von Kölliker so genannten Stammzone (besser Rückenzone) nicht getrennten vierten. Dieses unsegmentierte Mesoderm setzt sich nach hinten neben dem breitesten Teil der Medullarrinne in das Mesoderm fort, das rechts und links vom Primitivstreifen gelegen ist. Dieses Mesoderm gehört also der Rückenzone an. Seitlich davon, sodann hinter der Afterbucht und seitlich von der Urwirbelregion und in der Fortsetzung nach vorn folgt das Mesoderm der „Parietalzone" nach Kölliker, eine Zone, die man meiner Ansicht nach besser als Bauchzone bezeichnen würde. Dieser Bauchzone gehört also hinten die Anlage der Allantois und vorn, neben der Hirnanlage, das Herz an. Alles, was nach außen davon folgt, ist außerembryonaler Teil der Blastocyste.

Die Herzanlagen hat wohl am besten Kölliker beschrieben, indem er sagte: „Die beiden Herzhälften bilden seitlich am Kopfe wie zwei henkelartige, ganz fremdartige Ansätze." Es ist im Flächenbild nicht bloß die dünne Somatopleura und die dicke Splanchno-

pleura, sondern auch eine Andeutung des „inneren Herzhäutchens“ oder Entokards zu sehen. Ich bemerke hier nebenbei, daß ich das äußere Herzhäutchen Köllikers als primitives Ektokard, das innere als primitives Entokard bezeichne. Jenes liefert das Epikard oder sekundäre Ektokard und das Myokard, dieses zum mindesten das Endothel des Herzens, vielleicht aber auch das ganze Endokard, also auch dessen Bindegewebe.

Über die Beschreibung des in Fig. 16, Tafel IV, abgebildeten Embryo, der wie gesagt eine Länge von 2,7 mm hatte, kann ich nach dem Gesagten kurz hinweggehen. Die Strecke der Urwirbelregion, die unmittelbar vor dem ersten sowohl vorn als hinten scharf begrenzten Urwirbel gelegen ist, und die jetzt das Aussehen eines Urwirbels hat, geht nach vorn unmerklich ins Mesoderm des Vorderkopfes über. *Ein sowohl vorn als hinten scharf begrenzter Urwirbel entsteht vor dem der Zeit nach ersten, also dem in Fig. 11 gezeichneten, nicht.* Es ist daher ganz falsch, wenn es in allen Lehr- und Handbüchern der Entwicklungsgeschichte heißt, daß der erste Urwirbel in der Gegend der späteren Nackenregion entstehe. Der erste Urwirbel wird vielmehr zusammen mit einigen folgenden in die Bildung des Hinterkopfes einbezogen und bildet zusammen mit diesen und einem Teil des unsegmentierten Mesoderms das Mesoderm der metaotischen Region (nach der Bezeichnung Hatscheks). Die prootische Region liegt weit vor der Urwirbelregion, auch weit vor dem nach vorn nicht scharf begrenzten, ins unsegmentierte Mesoderm übergehenden Urwirbel der Fig. 15 und 16. Die Grenze zwischen prootischer und metaotischer Region entspricht einer Querschnittsebene durch die Anlage des Herzens. Hier, und zwar ungefähr der Mitte jeder Herzanlage entsprechend, tritt im Stadium von 6—7 Urwirbeln die erste Spur der Gehörplatte auf; aber erst bei Embryonen von 11—12 Urwirbeln beginnt sich diese Platte zu einer Grube zu vertiefen.

Noch verdient das Hinterende des Embryo einer kurzen Erwähnung. Wie früher gesagt, reicht vom Hinterende der Medullarrinne bis zur hellen Afterbucht der Primitivstreifen, der in den letzten Stadien sehr rasch kürzer geworden ist. An dem Totalpräparat, nach welchem die Figur gezeichnet ist, war nun die Embryonalanlage unmittelbar hinter dem queren Wulst, der in der Zeichnung auf die Medullarrinne folgt, abgebogen, oder mit anderen Worten, es folgte hinter diesem Wulst eine Stufe. Der Embryo war eben hier im Primitiv-

streifengebiete oder, wie wir vielleicht schon sagen können, in der künftigen Schwanzregion ventralwärts abgebogen und dann beim Auflegen des Deckgläschens gestreckt worden. Im übrigen verhielt sich das Hinterende der Embryonalanlage so wie beim vorigen Embryo, nur war der Allantoiswulst größer.

Damit schließe ich die Beschreibung der abgebildeten Totalpräparate, obwohl ich noch Embryonen von 5, 6, 7, 8, 10, 12, 13 Urwirbeln und darüber hinaus bis zum Ende des 15. Tages untersucht habe. Ich habe nicht bloß alle auf den Tafeln III und IV abgebildeten Embryonen mit Ausnahme der beiden letzten, die ich in toto aufbewahrt habe, geschnitten, sondern noch sehr viel mehr; und außerdem habe ich auch noch eine große Zahl von Embryonen verschiedensten Alters in toto aufbewahrt. Über einige dieser letzteren will ich noch ein paar Worte sagen. Ich bewahre u. a. fünf Keimscheiben von 6 Tagen 19 Stunden und acht von 7 Tagen 2 Stunden auf. Von diesen dreizehn Keimscheiben waren die meisten noch kreisrund oder fast kreisrund und maßen entweder noch nicht einen Millimeter oder nur wenig darüber. Nur drei von den 7 Tagen 2 Stunden alten waren oval und besaßen einen Sichelknoten oder selbst schon einen kurzen Primitivstreifen, an allen anderen war von einem solchen noch nicht die geringste Spur vorhanden. An allen diesen Keimscheiben waren ohne weiteres schon mit freiem Auge an den gefärbten Präparaten Vorder- und Hinterende zu erkennen; bei den letztgenannten auch der Sichelknoten. Schon bei mäßiger Vergrößerung (die stärkeren Vergrößerungen kann man bei solchen Totalpräparaten nicht anwenden) bemerkt man deutlich das dunkle Feld in der Mitte oder etwas vor derselben und erkennt die dichte Stellung und den geringen Querdurchmesser der senkrecht zur Oberfläche gestellten Zellkerne der äußeren Schicht dieser Region. Bei tiefer Einstellung ist an gut gefärbten Präparaten stets leicht die untere Keimschicht mit ihren großen, in weiten Abständen voneinander liegenden Zellkernen zu erkennen. Auch die eigentümliche Art der Verteilung dieser Kerne, auf die schon früher hingewiesen wurde, ist gewöhnlich leicht wahrzunehmen. Alles dies läßt keinen Zweifel darüber zu, daß sowohl die untere, als die obere Keimschicht oder, wie ich diese letztere nenne, der Embryoblast, eine ganz bestimmte und regelmäßige, stets wiederkehrende Differenzierung aufweisen, mit anderen Worten, daß es an ihnen Regionen verschiedener anatomischer und physiologischer Bedeutung gibt. Vom sogenannten

Trophoblast sehe ich dabei vorläufig ganz ab. An einem Präparat, an dem die untere Keimschicht bei der Präparation stellenweise abgefallen war, zeigte der Embryoblast einen unregelmäßig gezackten Rand. — Von normalen Keimscheiben von 7 Tagen 10 Stunden bewahre ich sieben auf; sie stammen aus zwei verschiedenen Tieren. Außerdem bewahre ich noch ein Stück einer Blastocystenwand aus dem Uterus auf, aus dem fünf der erwähnten Keimscheiben stammten, das höchst merkwürdige Verhältnisse zeigte und von dem später die Rede sein soll. Von den sieben Keimscheiben konnte ich nur an einer keinen oder wenigstens keinen deutlichen Hensenschen Knoten erkennen; alle anderen zeigten Sichel mit Sichelknoten, Primitivstreifen und Hensenschen Knoten und außerdem eine deutliche Scheidung in eine Pars circularis und Pars triangularis. Alle diese Dinge waren an den gefärbten Präparaten schon mit freiem Auge deutlich zu sehen. Von einem der Embryonen hatte sich in der vorderen Hälfte die untere Keimschicht abgelöst und umgeschlagen, so daß die obere oder der Embryoblast bloß lag. Dieser war eigentümlich fleckig, hatte, wie dies von einem jüngeren Stadium soeben berichtet wurde, einen unregelmäßigen, gezackten oder auch wellig gebogenen Rand, und es waren in ihm, was das merkwürdigste und mir gänzlich unverständliche war, mehrere helle Lücken zu sehen, in deren jeder ein runder Zellkern saß. Es waren Lücken, wie ich sie einmal an einer Zeichnung Bonnets gesehen zu haben glaube, nur daß dort kein Zellkern in der Lücke saß und dadurch die Erscheinung noch rätselhafter wurde. Der Mesodermhof bot stets das Bild eines wunderbar schönen Netzes großer, dunkler, sternförmiger Zellen.

Das früher erwähnte Stück einer Blastocystenwand aus einem 7 Tage 10 Stunden lang trächtigen Uterus zeigte ein ganz eigenartiges Verhalten. Es waren an dieser Blastocyste, ohne daß an ihr die geringste Spur einer Verschmelzung oder Verwachsung aus zwei Blasen wahrzunehmen gewesen wäre, zwei durchaus selbständige, ziemlich weit voneinander getrennte Embryonalschilde vorhanden. Dies ist auf alle Fälle ein ungemein seltenes Vorkommnis; weder beim Kaninchen noch sonst bei einem Nager wurde bisher ein derartiger Fall beobachtet. Es dürfte daher gerechtfertigt sein, einen Augenblick dabei zu verweilen. Sobotta hat kürzlich in einer vortrefflichen Abhandlung die Frage nach der Entstehung eineiiger Zwillinge einer genauen Erörterung unterzogen. Er erwähnt darin, daß er unter „vielen Tausenden" von Mäuse-

embryonen, die er untersuchte oder durch seine Schüler untersuchen ließ, nicht einen einzigen gefunden habe, der eine Doppelbildung aufgewiesen hätte. „Ebensowenig", schreibt er, „habe ich je bei der Maus mehr als einen Embryo in einer Eikammer gefunden, so daß auch komplette Verdoppelungen oder polyembryonische Vorgänge bei diesem Tier fehlen oder wenigstens zu den allergrößten Seltenheiten gehören dürften" (S. 417)[1]. Daß Doppelbildungen bei den Muriden gelegentlich einmal vorkommen, geht daraus hervor, daß Widakowich, wie auch Sobotta erwähnt, eine solche von der Ratte beschrieben hat; freilich hat er diese nicht aus einer Eikammer, sondern aus der Verwachsung zweier entstehen lassen. Abgesehen von den Gürteltieren, bei welchen sogenannte Polyembryonie nach den Untersuchungen Miguel Fernandez' (Morph. Jahrbuch, 39. Bd., 1909) und Newman und Pattersons (Journ. of Morph., Vol. 21, 1910 und Anat. Anz., Bd. 41, 1912) eine gewöhnliche, physiologische Erscheinung ist, kommt eine solche oder auch nur eine Diembryonie bei den Säugetieren jedenfalls nur ganz ausnahmsweise vor. Der einzige in der Literatur beschriebene Fall eines Vorkommens von zwei Keimscheiben auf einer Blastocyste ist der von Assheton vom Schaf beschriebene[2]). Assheton selbst betont, daß dies der erste derartige Fall sei. Er meint, sein Fall beweise „conclusively that a fission of the embryo at a very early stage does occasionally occur in mammalia under normal circumstances". Allerdings waren in dem Ovarium derselben Seite, auf der das Uterushorn diese zweischildige Blastocyste enthielt, zwei Corpora lutea vorhanden, was den Gedanken nahe legen könnte, daß die Blastocyste aus der Verschmelzung von zwei, ursprünglich voneinander getrennten, entstanden sei. Aber mit Recht betont Assheton, daß niemand, der wisse, wie schwierig es beim Schaf sei, so junge Blastocysten im Uterus aufzufinden, darüber erstaunt sein werde, daß er statt der erwarteten zwei Blastocysten nur eine einzige gefunden habe. Die beiden Schilde waren ungleich weit entwickelt. Assheton sucht seinen Fall durch die Annahme zu erklären, daß sich die innere Zell-

[1]) J. Sobotta, Eineiige Zwillinge und Doppelmißbildungen des Menschen im Lichte neuerer Forschungsergebnisse der Säugetierembryologie. Studien zur Pathologie der Entwicklung, I. Bd., Fischer, Jena 1914.

[2]) Richard Assheton, An Account of a Blastodermic Vesicle of the Sheep of the Seventh Day, with Twin Germinal Areas. Journ. Anat. and Phys., Vol. 32 (N. S., Vol. 12), 1898.

masse der „Morula" infolge des Auftretens mehrfacher Vakuolen — (der Vorläufer der späteren gemeinsamen Höhle der Blastocyste) — in zwei Hälften geteilt oder gespalten habe. Er meint weiter, daß die Spaltung in sagittaler Richtung stattgefunden habe; eine Spaltung in querer Richtung hätte die zwei Wachstumszentren des Embryo voneinander trennen müssen und eine weitere Entwicklung wäre dann ausgeschlossen gewesen. Diese Ansicht hängt mit den Theorien zusammen, die Assheton schon früher (im Jahre 1895, Quart. Journ., Vol. 37) über die Ursachen und die Art des Wachstums des Kaninchens entwickelt hatte. Auf diese Theorien kann ich hier nicht eingehen.

Was nun den von mir beobachteten Fall betrifft, so waren beide Keimscheiben in der Entwicklung ziemlich weit zurückgeblieben. Während die übrigen in demselben Uterus vorgefundenen, wie erwähnt, schon eine deutliche Scheidung in eine Pars circularis und triangularis, ferner einen deutlichen Sichelknoten, einen Primitivstreifen und, mit einer einzigen Ausnahme, auch einen Hensenschen Knoten erkennen ließen, war an den beiden erwähnten Keimscheiben der einfachen Blastocyste von alledem noch nichts wahrzunehmen. Außerdem waren sie ungleich groß und ungleich geformt; die eine, größere, war regelmäßig kreisrund und hatte einen Durchmesser von 0,80 mm. Der Vorderrand war dunkler als der Hinterrand. Die Keimscheibe sah fast genau so aus, wie die der Fig. 3, Tafel III, die ein Alter von 6 Tagen 17 Stunden hatte; diese war 0,80 mm lang und 0,78 mm breit, also auch fast genau kreisrund. Sie zeigte auch in Beziehung auf die bei tiefer Einstellung sehr leicht erkennbare untere Keimschicht die gleichen Eigentümlichkeiten. Anders war die zweite Keimscheibe beschaffen. Zwar ließ auch sie deutlich den Vorder- und Hinterrand unterscheiden, aber sie war vor allem queroval; die Sagittalachse betrug 0,62, die Transversalachse 0,87 mm. Die untere Keimschicht fehlte an dieser Keimscheibe vollständig; ich halte es aber nicht für wahrscheinlich, daß sie von Hause aus gefehlt habe, sondern meine, daß sie bei der Präparation abgefallen war. Infolge des Fehlens der unteren Keimschicht war der Embryoblast deutlicher als sonst zu überblicken, und man konnte sich an ihm vor allem überzeugen, daß sein Rand wieder unregelmäßig zackig oder wellig war. Die Entfernung der Mittelpunkte der beiden Areae voneinander betrug nicht ganz 2,00 mm; beide saßen an der mesometralen Seite des Uterus. Ich will, um die Beschreibung zu er-

leichtern, sagen, die eine Keimscheibe stand rechts, die andere links. Die Längsachsen der beiden waren parallel gestellt; zugleich aber standen sie so, daß die eine Scheibe das Vorderende nach vorn, die andere nach hinten kehrte. Assheton war augenscheinlich nicht imstande, bei seinen Keimscheiben vorn und hinten zu unterscheiden.

Natürlich liegt die Versuchung nahe, für die Erscheinung der Diembryonie und Polyembryonie nach einer Erklärung zu suchen. Hat man doch auch schon seit Langem mancherlei Versuche gemacht, die verschiedenen Arten von Doppelbildungen entwicklungsgeschichtlich zu erklären. Die meisten dieser Versuche gehören meiner Meinung nach allerdings in das Reich mehr oder weniger phantasievoller, aber durchaus wertloser Spekulation. Das gilt z. B. von den Versuchen, die Doppelbildungen auf die Befruchtung eines Eies durch ein zweiköpfiges oder zweischwänziges Spermatozoon zurückzuführen, oder von der Ansicht, daß ein Spermatozoon ein Richtungskörperchen „befruchten" und dadurch die Entwicklung eines mehr oder weniger pathologischen Embryo einleiten könne und dgl. mehr. Einen Wert haben nur solche Erklärungsversuche, die sich auf Experimente stützen, sei es nun, daß die Natur die Experimente selbst anstellt oder aber ein Embryologe. Im letzteren Falle haben allerdings nur solche Experimente Wert, die bei genauer Kenntnis der normalen Entwicklung und klarem Bewußtsein der durch das Experiment gesetzten Veränderungen ausgeführt werden. Wenn jemand, wofür aus der entwicklungsmechanischen Literatur zahlreiche Beispiele angeführt werden könnten, einfach einen Embryo ansticht oder anschneidet, ohne zu wissen, welche Zusammenhänge er stört oder löst, so hat er kein Recht, von einem Experiment oder, wie es wohl auch heißt, von einer „Operation" zu sprechen. Er befindet sich in dem Fall eines Bauernburschen, der bei einem Raufhandel seinem Gegner eine Wunde beibringt und nun behaupten wollte, er habe diesen operiert.

Wie gesagt, ist Assheton bei seinem Erklärungsversuch vom Stadium der „Morula", um diesen alten, albernen Ausdruck zu gebrauchen, ausgegangen. Meiner Ansicht nach sind die Zellen zu dieser Zeit bei den Säugetieren schon viel zu weit differenziert, um eine befriedigende Erklärung zuzulassen. Viel richtiger ist Sobotta vorgegangen, indem er das Stadium von vier Furchungszellen seinem Erklärungsversuche zugrunde legte. Auch ich glaube, daß man, um die Diembryonie zu erklären, bei den Säugetieren vom Vierzellen-

stadium ausgehen muß, aber trotzdem ist die Erklärung, die ich mir zurecht zu legen versucht habe, eine ganz andere als diejenige Sobottas. Was die prospektive Bedeutung und prospektive Potenz der Furchungszellen früher Stadien betrifft, so wissen wir etwas Sicheres nur hinsichtlich der Wirbellosen und der tieferstehenden Wirbeltiere. Über die prospektive Bedeutung und Potenz der Furchungszellen der Säugetiere und der Amnioten überhaupt sind wir ganz im Dunkeln. Was dagegen die Anamnier betrifft, so wissen wir z. B., daß beim Triton oder Frosch jede der beiden ersten Furchungszellen, wenn sie von der anderen getrennt oder aber verhindert wird, nach dem Durchschneiden der ersten Furche sich an ihren Partner eng anzuschmiegen, einen ganzen Embryo liefert; daß sie dagegen, wenn sie ungestört bleibt, nur einen halben Embryo aus sich hervorgehen läßt. Was die Amnioten betrifft, so wissen wir darüber absolut nichts; aus gewissen Tatsachen dürfen wir aber schließen, daß sich die Sauropsiden etwas anders verhalten als die Säugetiere.

Nach den Beobachtungen von Sobotta an der Maus und den älteren Beobachtungen van Benedens am Kaninchen und der Fledermaus halte ich es für durchaus sicher, daß die erste Furche das Ei bei den Placentaliern — wohl gemerkt, sicher nicht bei den Monotremen und Marsupialiern — in zwei ungleich große, ungleich beschaffene und ungleichwertige Zellen teilt. Ich glaube ebenso, wie Sobotta, daß in den Beobachtungen van Benedens ein sehr guter Kern liegt; allerdings glaube ich nicht, daß die eine der beiden Zellen das „Ektoderm", das andere das „Entoderm" liefert, eine Ansicht, die van Beneden später selbst fallen gelassen hat, aber ich glaube, daß die beiden Zellen ihrer prospektiven Bedeutung und Potenz nach sehr wesentlich voneinander verschieden sind. Das Zweizellenstadium der Maus, wie es Sobotta, oder das des Kaninchens, wie es van Beneden beschreibt, erinnert sehr an das einer Ascaris, wie ich es mehrmals beobachtet habe. Die beiden Zellen sind bei Ascaris, wie schon Boveri zuweilen gesehen hat, verschieden groß, aber auch, wie ich finde, sonst verschieden beschaffen. Die eine, die Ursomazelle erster Ordnung nach Boveri oder erste Ektodermzelle, ist groß und hell, die andere, die Stammzelle oder Propagationszelle erster Ordnung, klein und dunkel. Der Unterschied ist am frischen Material ganz auffallend, schwindet aber meistens sofort bei der Konservierung und Aufhellung. Wir haben also hier eine Zelle, die bloß Ektoderm liefert, und eine zweite, die alle Zellarten, die es am Embryo gibt,

hervorgehen läßt. Etwas ganz Ähnliches liegt meiner Ansicht nach bei den placentalen Säugetieren vor, ohne daß, wie eigentlich gar nicht bemerkt zu werden braucht, irgendein genetischer Zusammenhang zwischen beiden Fällen besteht. Die größere helle Zelle des Zweizellenstadiums einer Maus halte ich für die Ursprungszelle des Trophoblasts, die andere für die Stammzelle oder für eine Zelle, welche sich sonst wie eine ganze Eizelle verhält. Aus dieser Stammzelle geht die ganze „innere Zellmasse“ hervor, die sich selbst wieder in den Embryoblast (Blastophor van Beneden) und die untere Keimschicht (Lecithophor van Beneden) sondert. Dieses Zweizellenstadium der placentalen Säugetiere ist schon seit Langem bekannt; schon Bischoff hat es im Jahre 1845 vom Hund sehr schön abgebildet. Niemand hat aber die Differenz in der Größe und Beschaffenheit der zwei Zellen so klar und deutlich gesehen und beschrieben wie van Beneden vom Kaninchen (l. s. c.) und Sobotta von der Maus (1895 und 1914). Diese Differenz läßt meiner Überzeugung nach keinen Zweifel darüber zu, daß die erste Furchungsebene eben hier nicht der künftigen Medianebene entspricht, sondern daß sie senkrecht darauf steht. Auch das Dreizellenstadium ist schon mehrmals bei placentalen Säugetieren beobachtet worden; so von van Beneden und Julin bei der Fledermaus (l. s. c.), von Bischoff beim Hund (1845), von Bonnet beim Igel (1912) und von Sobotta (1895 und 1914) bei der Maus. Aus den Beobachtungen des letztgenannten Forschers geht mit Sicherheit hervor, daß es die dunklere, kleinere Zelle ist, die sich zuerst teilt; die Ebene, die sie in zwei Hälften teilt, entspricht meiner Ansicht nach der künftigen Medianebene; Sobotta hätte daher seine Zeichnung auf S. 404 (1914) anders orientieren müssen. Auf diese Teilung der Stammzelle folgt die Teilung der Trophoblastzelle; dadurch tritt der Keim in das Vierzellenstadium. Auch dieses ist schon wiederholt bei placentalen Säugetieren beobachtet worden und die Angaben lassen keinen Zweifel darüber zu, daß die vier Zellen überall eine ganz gesetzmäßige Lage haben. Zuerst wurde das Stadium von Bischoff beim Kaninchen (1842) und drei Jahre später beim Hund (1845) gesehen. In beiden Fällen zeichnete Bischoff die vier Zellen offenbar in ganz richtiger Lage, ohne zu schematisieren; ebenso wurde das Stadium von van Beneden beim Kaninchen und von diesem und Julin zusammen bei der Fledermaus gesehen; endlich von Sobotta bei der Maus. Wie mir scheint, kann man auch über die Lage der vier Zellen nicht im Zweifel sein, wozu ich allerdings

bemerke, daß meine Auffassung eine andere ist als diejenige Sobottas. Dieser meint, die vier Zellen lägen in zwei parallelen Ebenen, einer unteren mit drei und einer oberen mit einer Zelle. Ich fasse die Lage der Zellen anders auf. Ich glaube, die beiden Tochterzellen der Stammzelle liegen in Beziehung auf die späteren Achsenverhältnisse des Embryo rechts und links, die Ebene, die sie trennt, entspricht also, wie gesagt, der künftigen Medianebene des Körpers; die beiden Tochterzellen der Trophoblastzelle dagegen liegen meiner Ansicht nach vorn oben und hinten unten oder vielleicht umgekehrt hinten oben und vorn unten; die Ebene, die sie voneinander scheidet, entspricht weder der künftigen Querebene des Tieres noch der Horizontalebene, sondern hat eine Lage zwischen beiden, zieht also schief von hinten oben nach vorn unten oder vielleicht von vorn oben nach hinten unten. Die vier Zellen liegen also meiner Auffassung nach nicht in zwei einander parallelen Ebenen, von denen die untere drei, die obere eine Zelle enthält, sondern in zwei schief aufeinander stehenden Ebenen, von denen die eine horizontal, die andere schief auf dieser steht. Leider sind alle weiteren Furchungsstadien der placentalen Säugetiere, die in der Literatur beschrieben und abgebildet sind, ohne irgendein Prinzip orientiert, so daß es gar nicht möglich ist, sich über die weiteren Stadien klar zu werden.

Das eine wollte ich also hervorheben, daß die Beobachtungen dafür sprechen, daß die zwei Tochterzellen der Stammzelle rechts und links liegen, daß also die sie trennende Furchungsebene, so wie beim Frosch oder Triton, der Medianebene entspricht. Trennen sich nun diese beiden Zellen aus irgendeinem Grunde voneinander oder werden sie verhindert, sich, wie dies sonst zu geschehen pflegt, nach dem Durchschneiden der sie trennenden Furche wieder aneinander zu pressen, so bildet sich aus jeder ein ganzer Embryo, geradeso wie beim Frosch oder Triton, mit anderen Worten, die Folge ist eine Diembryonie. Bleiben die beiden Trophoblastzellen dabei aneinander liegen, so bildet sich ein einfaches Chorion. Wie es scheint, haben bei den Gürteltieren auch die weiteren Produkte der Stammzelle noch die Fähigkeit, ganze Embryonen zu liefern; vielleicht ist dies auch beim Menschen unter Umständen der Fall, woraus dann eineiige Drillinge oder Vierlinge resultieren würden.

Nun war es mir immer auffallend, daß bei den Gürteltieren alle Embryonen einer Eikammer das Kopfende nach der gleichen Richtung kehren (man vgl. nur die schönen Bilder von Miguel Fernandez).

In dem von mir beim Kaninchen beobachteten Falle aber waren, wie schon erwähnt, die beiden Keimscheiben mit ihren Kopfenden gegeneinander gerichtet. Ich glaube nun, daß hierin kein Widerspruch mit dem Verhalten bei den Gürteltieren zu erblicken ist. Beide Keimscheiben saßen, wie erwähnt, an der mesometralen Wand der Blastocyste. Wenn wir uns nun von der Mitte der mesometralen zur Mitte der antimesometralen Wand der Blastocyste eine Achse gezogen denken, so würden die beiden Keimscheiben mit ihrem Vorderende gegen den mesometralen Pol dieser Achse sehen[1]).

Nach diesem Exkurs, der seine Begründung in der Seltenheit des mitgeteilten Falles findet, kehre ich wieder zur Beschreibung einzelner besonders interessanter Flächenbilder zurück. Es soll vor allem eine Keimscheibe Erwähnung finden, die durch die exzessive Entwicklung des Hensenschen Knotens bemerkenswert erschien. Daß der Hensensche Knoten in Beziehung auf die Art seiner Ausbildung, besonders aber in Beziehung auf seine Höhe variabel ist, wurde bereits erwähnt. Ich habe nun einmal einen Knoten beobachtet, der zu einem langen Fortsatz, einer Art Rüssel, umgebildet war, der sich nach vorn richtete und hinter dem die Hensensche Grube lag. Leider ist mir das Präparat bei einer Demonstration zugrunde gegangen.

Indem ich nun zur Beschreibung einer Anzahl von Schnitten übergehe, bemerke ich, daß ich mir dabei die größte Beschränkung auferlegen muß. Wollte ich über alles, was meine Serien zeigen, berichten, so würde die Arbeit mindestens auf das Doppelte ihres Umfanges anschwellen. Ich werde daher von der Entwicklung der Gefäße und des Herzens, vom Auftreten der Leibeshöhle und der Urwirbel, von der ersten Differenzierung und weiteren Umbildung

[1]) In seinem Bericht über die ersten Entwicklungsstadien des menschlichen Eies bringt Éternod auf S. 156 eine Darstellung der „Segmentation et gastrulation probables, chez les Primates et l'Homme" (d'Éternod, Les premiers stades du Développement de l'Oeuf humain. XVII. internationaler Kongreß der Medizin in London, 1913). Die von Éternod gegebene Darstellung ist meiner Ansicht nach ganz unhaltbar und unmöglich. Das von ihm gezeichnete Vierzellenstadium gleicht nicht dem eines placentalen Säugetieres, wie es nach den oben mitgeteilten Beobachtungen aussieht, sondern dem eines Opossum, wie es Selenka vor 27 Jahren abgebildet hat. Und wollte man nach einem Analogon des Achtzellenstadiums suchen, so müßte man auf die Wachsmodelle A. Eckers zurückgreifen, die die Furchung des Frosches demonstrieren sollen.

des Nervensystems usw. nur so viel sagen, als, ohne ungenau zu sein, nötig ist. Die Hauptsache bleibt die Beschreibung der Vorgänge, die unter den Begriff der Gastrulation fallen, also die Verlagerung der Anlagen des embryonalen Entoderms, des embryonalen Mesoderms und der Chorda in die Tiefe. Damit hängt aufs Innigste die Frage nach der Bedeutung des Kopffortsatzes und der sogenannten Chordaplatte der Säugetiere zusammen.

Es kann nicht geleugnet werden, daß die Beweise, die van Beneden für seine Ansicht, daß der Kopffortsatz ein Homologon des Urdarmes sei, nicht unbedingt beweisend waren; und was meine eigenen Arbeiten über diesen Gegenstand betrifft, so muß ich zugeben, daß nur derjenige, der sich die Mühe nahm, meine Figuren sorgfältig und gewissenhaft zu studieren und dabei zugleich die Zahl der Zellen des Kopffortsatzes mit denen der Chordaplatte und der Chorda späterer Stadien zu vergleichen, sich von der Richtigkeit meiner Auffassung überzeugen konnte und mußte. Ich möchte hier ausdrücklich betonen, daß alle meine in der „Theorie des Mesoderms" veröffentlichten Figuren, sowie auch die, welche ich hier bringe, absolut genau sind, soweit überhaupt absolute Genauigkeit erreichbar ist. Jedenfalls habe ich mich ehrlich bemüht, alles so zu zeichnen, wie es zu sehen ist.

Die jüngsten, von mir auf Schnitten untersuchten Blastocysten waren 6 Tage 1 Stunde und 6 Tage 3 Stunden alt. Von den letzteren habe ich zwei gemessen; die eine hatte einen Durchmesser von 1,04 mm, die andere einen solchen von 2,00 mm. Die Blastocysten gleichen Alters sind also sehr verschieden groß. Die Area der einen Blastocyste konnte ich, da sie gefaltet war, nicht sicher messen; die der anderen hatte einen Durchmesser von ungefähr 0,50 mm. Die Deckschicht zeigte bei der größeren Area die beim folgenden Embryo zu beschreibende Beschaffenheit. Der darunter liegende Embryoblast (Blastophor van Beneden) bestand aus niedrigen kubischen Zellen mit auffallend großen, zumeist runden Kernen. Die Zellen der „unteren Keimschicht" oder des Lecithophors van Benedens waren sehr flach, wie Endothelien, und ihre Kerne lagen in sehr weiten Abständen voneinander. Ähnlich war die Area der Blastocyste von 1,04 mm Durchmesser gebaut; nur waren die Zellen des Embryoblasts auffallend spärlich.

Sehr viel genauer sind meine Untersuchungen von Embryonen vom Alter von 6 Tagen 7 Stunden an. Der erste Schnitt auf Tafel V (Fig. 1)

stellt einen Sagittalschnitt durch eine Kaninchenarea dar, deren Länge und Breite 0,73 mm maßen. Die Area ist auf Tafel III, Fig. 1, abgebildet. Wie man dort sieht, war sie von außerordentlicher Regelmäßigkeit. Der Schnitt trifft sie ziemlich genau in der Medianebene. Das Vorderende (*a*) ist nach links, das Hinterende (*p*) nach rechts gerichtet. Beide sind leicht voneinander zu unterscheiden: vorn sind die Zellen des Embryoblasts oder der äußeren Keimschicht nach Kölliker höher als hinten, woselbst sie ganz flach werden. Außerdem sind auch die Zellen der unteren Schicht vorn zahlreicher als hinten, eine Eigentümlichkeit, die übrigens an anderen benachbarten Schnitten viel deutlicher zum Ausdruck kommt als an dem abgebildeten. Infolge dieser Eigentümlichkeiten war bei durchfallendem Licht die Keimscheibe am Vorderrande dunkler als hinten. Der dunkle Vorderrand setzte sich auch nach den Seiten eine Strecke weit fort. Ein Teil der der Medianebene benachbarten Schnitte der Serie lehrt, daß die äußere Keimschicht wie schon erwähnt, am Vorderrand und außerdem etwas vor der Mitte eben merklich dicker ist als sonst. Von der ersten dickeren Stelle ist an dem abgebildeten Schnitte nichts zu sehen, wohl aber von der zweiten. Sie liegt ungefähr dort, wo die untere Keimschicht sich der oberen am meisten nähert. Es kann nach dem Gesagten keinem Zweifel unterliegen, daß der Embryoblast nicht in seiner ganzen Ausdehnung gleichwertig und gleichbedeutend ist, sondern daß er Regionen verschiedener Wertigkeit besitzt. An der dem Embryoblast aufliegenden Deckschicht zählt man an dem abgebildeten Schnitte acht Zellkerne; gewöhnlich ist die Zahl geringer. Was die untere Keimschicht betrifft, so besteht sie überall aus sehr flachen Zellen, deren Kerne zumeist in sehr großen Abständen voneinander entfernt liegen. Nur an zwei Stellen liegen sie näher aneinander und sind auch etwas höher: erstens, wie schon erwähnt, am Vorderrand und von da am vorderen Teil der Seitenränder und zweitens etwas vor der Mitte der Keimscheibe. Hier trifft man aber zu dieser Zeit nur an wenigen Schnitten die Kerne dichter gestellt als sonst. Eine Eigentümlichkeit, die sehr auffallend ist, besteht darin, daß sich die untere Zellschicht an einer Stelle — und zwar etwas vor der Mitte der Keimscheibe — der oberen bis zur Berührung nähert. Dies ist auch an dem abgebildeten Schnitte zu sehen. Zu einer Verschmelzung kommt es aber dabei nie; auch sind die Zellen der unteren Schicht, wie namentlich auch Flächenbilder zeigen,

sehr auffallend verschieden von denen der oberen, nicht bloß was die Färbbarkeit ihrer Kerne, sondern auch ihr sonstiges Aussehen betrifft. Dieselbe Eigentümlichkeit der unteren Schicht habe ich auch an der auf Tafel III, Fig. 2 abgebildeten, aus demselben Uterus entnommenen, etwas kleineren Keimscheibe beobachtet. Die Stelle, an der sie sich der äußeren Schicht anlegte, entsprach genau der der Fig. 1, Tafel V. Auch war an dieser Keimscheibe, die ich gleichfalls in Sagittalschnitte zerlegt habe, die äußere Keimschicht in der vor der Mitte gelegenen Region deutlich dicker als sonst. An drei weiteren Keimscheiben aus demselben Uterus, die ich in Querschnitte zerlegt habe, legte sich gleichfalls die untere Keimschicht an der bezeichneten Stelle der oberen dicht oder dichter als sonst an, ohne aber mit ihr zu verschmelzen. Nur an einer sechsten Keimscheibe aus demselben Uterus konnte ich davon nichts bemerken.

Fig. 2, Tafel V, zeigt einen Querschnitt durch eine Keimscheibe von 6 Tagen 17 Stunden. Ein Flächenbild dieser Keimscheibe ist auf Tafel III, Fig. 3, zu sehen. Ihre Länge betrug 0,80, ihre Breite 0,78 mm; sie war also noch nahezu kreisrund. Das Flächenbild läßt den früher erwähnten dunklen Fleck in der vorderen Hälfte der Keimscheibe sehr gut erkennen. Der abgebildete Schnitt geht durch das vordere Drittel der Keimscheibe und trifft den Fleck so ziemlich in seiner größten Ausdehnung. Das Bild ist in mehrfacher Beziehung interessant. Die Zellen des Blastophors sind in der Mitte um eine Spur höher als seitlich. An den weiter vorn, also vor dem dunklen Feld gelegenen Schnitten sind sie in der Mitte deutlich niedriger als an den Seiten. Darauf, sowie auf der dichteren Stellung der Kerne der unteren Zellschicht beruht es, daß die Seitenränder der Area, ebenso wie der Vorderrand, im Flächenbilde dunkler erscheinen als die nach innen davon folgende Zone. An dem abgebildeten Schnitt ist ganz besonders das Verhalten der unteren Keimschicht interessant. Ihre Zellen stehen in der Mitte, also unterhalb des dunklen Feldes der Keimscheibe, dichter als an den Seiten. An den der Höhle der Blastocyste, die ich als Cystocoel bezeichnen will, und die sicher nichts mit der Furchungshöhle oder dem Blastocoel zu tun hat, sind sie glatt begrenzt, während sie an der nach außen, dem Embryoblast zugewendeten Seite in pseudopodienartige Fortsätze auslaufen. Diese Fortsätze konvergieren an den dichter gestellten Zellen der unteren Keimschicht nach einer bestimmten Stelle des Embryoblasts, die ungefähr der Stelle entspricht, an der sich im Sagittal-

schnitt der vorigen Figur die untere Keimschicht am meisten der oberen nähert. Zweifellos gibt sich dieser Teil der unteren Keimschicht durch dieses Verhalten, sowie durch die dichtere Stellung der Kerne als etwas Besonderes zu erkennen, geradeso, wie auch die äußere Keimschicht hier einen eigenartigen Charakter hat, den man bei oberflächlicher Betrachtung allerdings leicht übersieht, der aber, wie mir scheint, jedem, der einmal auf ihn aufmerksam geworden ist, an jeder Serie entgegentritt.

Die dritte Figur der Tafel V zeigt uns einen Querschnitt durch die vordere Hälfte einer Area von 6 Tagen 19 Stunden. Die Länge der Area betrug 1,00, die Breite 0,93 mm; sie ist im Flächenbilde auf Tafel III, Fig. 9, zu sehen. Sie war, wie schon mitgeteilt, die kleinste aus dem betreffenden Uterus, war aber sicher durchaus normal. Das dunkle Feld in der Mitte war wieder sehr deutlich und ebenso der helle Saum am hinteren Ende mit dem welligen Rand, der jüngeren Keimscheiben fehlt. Der Schnitt geht ziemlich genau zwischen dem ersten und zweiten Drittel der Keimscheibe durch. Die äußere Schicht oder der Embryoblast trägt noch einzelne Deckzellen. Sie ist ungefähr in der Mitte deutlich etwas dicker als rechts und links davon. Ebenso ist sie auch an den Seiten etwas dicker, um schließlich zugeschärft in das außerembryonale Ektoderm überzugehen. Die mittlere Verdickung, welche dem dunklen Mittelfelde des Flächenbildes entspricht, trägt eine eben merkbare Delle. Die untere Keimschicht ist in der Mitte, entsprechend der medianen Verdickung des Embryoblasts, am zellenreichsten, und hier legt sie sich auch am dichtesten der äußeren Keimschicht an. Nirgends aber kommt es zu einer Verschmelzung oder auch nur Verlötung der beiden Schichten. Verfolgt man die Serie von hier nach vorn, so überzeugt man sich leicht, daß die beiden seitlichen Verdickungen des Embryoblasts am Vorderrand der Area im Bogen ineinander übergehen. Sie sind es ja, die die Veranlassung dazu geben, daß der Vorderrand und die beiden Seitenränder der Area im Flächenbilde dunkler erscheinen und schärfer begrenzt sind als der Hinterrand. Außerdem aber sieht man bei der Verfolgung der Serie, daß die mediane Verdickung des Embryoblasts schon ungefähr auf dem 22. Schnitte beginnt und etwa bis zum 35. reicht. Ungefähr am 29. Schnitte beginnt sich die mediane Verdickung an einer begrenzten Stelle zu einem förmlichen Knoten auszubilden, der aber nur wenige Schnitte weit reicht. Über den 35. Schnitt hinaus nach hinten ist

die Verdickung nicht zu verfolgen. Ich bemerke dazu, daß die ganze Serie, soweit die Area getroffen ist, aus 104 Schnitten (von $7 \cdot 5\,\mu$ Dicke) besteht, und daß der abgebildete der 31. ist. — Die untere Keimschicht ist, wie gesagt, am Vorder- und den Seitenrändern und außerdem in der Mitte zellenreicher als sonst. Diesem Umstand verdankt auch die Area in erster Linie ihr Aussehen bei durchfallendem Lichte. Man kann sich sowohl bei der Untersuchung der Keimscheiben in toto, als auch auf Schnitten überzeugen, daß sowohl der dunkle Rand als das dunkle Mittelfeld zahlreiche große Kerne erkennen lassen; diese gehören ausschließlich der inneren Keimschicht an. Sie färben sich viel stärker als die Kerne des Embryoblasts und erscheinen viel plumper. Daß sie bei der Betrachtung von der Oberfläche größer erscheinen, kommt wohl auf Rechnung des Umstandes, daß ihre längsten Durchmesser fast stets horizontal stehen, während der Längsdurchmesser der Zellen des Embryoblasts meistens senkrecht steht. Viel größer scheinen mir auf Schnitten die Kerne der unteren Keimschicht nicht zu sein, ja, man findet diese auf solchen im allgemeinen kleiner als die Kerne des Embryoblasts.

Die Fig. 4 der Tafel V zeigt das Hinterende eines Medianschnittes durch die auf Tafel III, Fig. 14, im Flächenbilde gezeichnete Area. Diese war die größte aus dem 6 Tage 19 Stunden trächtigen Uterus, dem auch die Area der Fig. 3, Tafel V, entnommen war. Sie zeigte eine deutliche Sichel mit Sichelknoten, sowie, von diesem ausgehend, die erste Andeutung eines Primitivstreifens. Das Hinterende des abgebildeten Schnittes ist mit *p*, das Vorderende mit *a* bezeichnet. Von da an wird die Area nach vorn zu viel dünner, entsprechend dem dünnen Teil der Pars triangularis; im Bereiche der Pars circularis wird sie wieder dicker. Zugleich läßt diese wieder zwei Bezirke erkennen, die dicker sind als die Umgebung. Der eine liegt am Vorderende der Area, der andere etwas weiter hinten, ungefähr in der Mitte der Pars circularis. Die Differenz in der Höhe der Zellen der einzelnen Regionen der Pars circularis ist indessen nur eine geringe. Sehr deutlich ist an der Serie zu erkennen, daß die untere Keimschicht in der Mitte der Pars circularis und unter dem vorderen Ende zellenreicher ist als sonst. Was nun das abgebildete Stück des Schnittes betrifft, so überzeugt man sich bei der Verfolgung der Serie leicht, daß das Epithel des Sichelknotens schon mehrschichtig geworden ist. Daß es dicker ist als sonst

im Bereich der Pars triangularis erkennt man auf den ersten Blick. Daß es mehrschichtig ist, geht mit Sicherheit daraus hervor, daß nicht bloß an der Oberfläche, sondern auch in der Tiefe Mitosen vorhanden sind, wie dies bei einem einschichtigen Epithel nicht der Fall ist. An dem abgebildeten Stück sind übrigens nur zwei oberflächlich gelegene Knäuelfiguren zu sehen; an anderen Schnitten aber sieht man außer den oberflächlich gelegenen Mitosen auch tiefe.

Von einer Sichelrinne kann kaum gesprochen werden. Immerhin muß hervorgehoben werden, daß an mehreren Schnitten der Serie an der mit *d* bezeichneten Stelle eine seichte Delle zu sehen ist; sie ist so seicht, daß man sie, wenn man nichts von einer Sichelrinne wüßte, wohl sicher übersehen würde. Auch die auf Tafel III, Fig. 13, gezeichnete etwas kleinere und weniger weit entwickelte Area aus demselben Uterus habe ich in Sagittalschnitte zerlegt. An den die Mitte treffenden Schnitten ist von einem Sichelknoten kaum etwas zu sehen. Das Epithel ist im Bereiche der Sichel höher als sonst innerhalb der Pars triangularis, aber jedenfalls der Hauptsache nach noch einschichtig; nur an ein paar Schnitten sind unter den oberflächlichen Zellen noch ein paar tiefe gelegen. Darin kann man vielleicht den allerersten Anfang eines Mehrschichtigwerdens der Sichel erblicken.

Die Unterschiede zwischen den einzelnen Regionen der Area sind an Medianschnitten hier ungemein deutlich wahrzunehmen, und man sieht drei dickere Stellen; die hinterste entspricht der Sichel, die mittlere der Mitte der Pars circularis und die vordere dem Vorderrand der Area. Unter den beiden letztgenannten Stellen ist auch die untere Keimschicht reicher an Kernen als sonst.

Die auf Tafel III, Fig. 12, abgebildete Area gleichen Alters, aber geringeren Entwicklungsgrades, welche die erste Spur einer Sichel erkennen läßt, habe ich in Querschnitte zerlegt. An den hintersten Schnitten des Embryoblasts sind die Zellen etwas höher als sonst in der Pars triangularis; es läßt also auch die Querschnittserie deutlich eine Sichel erkennen; ein Sichelknoten ist nicht vorhanden. Die anderen Eigentümlichkeiten des Embryoblasts und der unteren Keimschicht, die früher besprochen und gezeichnet wurden, sind an dieser Serie von besonderer Deutlichkeit.

Die Fig. 5, Tafel V, zeigt uns einen Medianschnitt durch die auf Tafel III, Fig. 16, abgebildete Area von 6 Tagen 20 Stunden. Obwohl diese etwas kleiner war als die der Fig. 13 und 14 der Tafel III,

war sie doch weiter entwickelt. Ihre Länge betrug, wie schon erwähnt, 1,20, ihre Breite 0,90 mm. Die Scheidung in eine Pars circularis und triangularis war ziemlich deutlich. Vom Sichelknoten sah man im Flächenbilde einen deutlichen Primitivstreifen nach vorn ziehen, der indessen die Grenze zwischen den beiden Regionen der Area vielleicht nicht ganz erreichte. Auf diesem Medianschnitt war allerdings von einer Grenze zwischen dem Primitivstreifen und der Pars circularis nichts zu sehen, vielmehr ging der Primitivstreifen nach vorn direkt in den dicken Embryoblast der Pars circularis über. Der interessanteste Teil des abgebildeten Schnittes, sowie der rechts und links von ihm gelegenen der Serie, ist das hintere Drittel, das den Sichelknoten und den Primitivstreifen enthält. Der Embryoblast ist hier in der Nähe des Hinterendes weitaus am dicksten. Die dickste Stelle entspricht wohl sicher dem Sichelknoten, und zwar dessen im Flächenbilde bei durchfallendem Licht dunkelsten Teile. Hier, dann aber auch, wenngleich viel weniger deutlich, weiter vorn im Bereiche des Primitivstreifens war der Embryoblast oder die äußere Keimschicht an seiner unteren Fläche aufgelockert und einzelne Zellen schienen den Zusammenhang mit den übrigen verloren zu haben; sie lagen, wie dies auch eine Zelle des abgebildeten Schnittes zeigt, ohne Zusammenhang mit den übrigen in der Tiefe. Ich halte es für durchaus wahrscheinlich, daß solche Zellen, die auf dem Schnitte ganz lose zu sein scheinen, noch durch Fortsätze mit den Zellen des Sichelknotens oder auch des Primitivstreifens zusammenhängen. Ich habe mehrmals in derartigen Zellen Teilungsfiguren gesehen, wie denn überhaupt das ganze Bild den Eindruck lebhaftester Zellvermehrung macht. Diese ist im Bereiche des Sichelknotens weitaus am regsten, viel geringer schon im Bereiche des Primitivstreifens. Über die Area hinaus nach hinten sieht man zwischen Embryoblast und unterer Keimschicht zu dieser Zeit noch keine Zellen.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß diese vom Sichelknoten und Primitivstreifen in die Tiefe wuchernden Zellen dem Mesoderm angehören; ich halte es auch nicht für zweifelhaft, daß sie und vor allem die aus dem Sichelknoten stammenden Zellen außerembryonales Mesoderm liefern. Es entsteht also das außerembryonale Mesoderm sehr viel früher als das embryonale, geradeso wie auch die untere Keimschicht, die zum größten Teil zum Epithel der Vesicula umbilicalis oder des Dotter-

sackes wird, also außerembryonales Entoderm liefert, sehr viel früher entsteht als das embryonale Entoderm oder wenigstens der wesentlichste und wichtigste Teil desselben. Auch das außerembryonale Ektoderm, der „Trophoblast" mit Inbegriff der Rauberschen Deckschicht, entsteht ungemein früh, lange bevor die Gastrulation begonnen hat. Diese Tatsachen sind für die Beurteilung der ersten Entwicklung der placentalen Säugetiere von der größten Wichtigkeit, und ich werde noch wiederholt darauf zurückkommen.

An den Schnitten, die seitlich vom Primitivstreifen durch die Area geführt sind, ist die äußere Keimschicht viel dünner, wie ja auch bei durchfallendem Licht die Pars triangularis seitlich vom Primitivstreifen heller ist als sonst. Die untere Keimschicht ist nicht bloß unter dem dicken Vorderrand der Area, sondern auch unter dem Primitivstreifen und vor allem unter dem Sichelknoten zellenreicher als sonst; etwas weniger zellenreich als vorn ist sie jetzt unter dem dunklen Mittelfeld der Pars circularis.

Die nächsten beiden Figuren (6a und 6b, Tafel V) stellen Querschnitte durch eine gleich weit entwickelte Area aus demselben Uterus von 6 Tagen 20 Stunden dar. Der Schnitt der Fig. 6a ist weit hinten, durch den Sichelknoten, dort, wo er am dicksten ist, geführt, der Schnitt der Fig. 6b durch das Vorderende des vom Sichelknoten ausgehenden Primitivstreifenrudimentes. Die Area war genau so groß wie die vorige. Der Schnitt der Fig. 6a ist der zwölfte Schnitt vom Hinterende an (bei einer Schnittdicke von 7,5 μ); hinter ihm wird der Sichelknoten bald dünner. Auf der Oberfläche ist eine eben merkbare Vertiefung, wohl das Hinterende der Primitivrinne, die nach vorn zu bald deutlicher wird, zu sehen. Das Interessanteste an dem Schnitte sind die Mitosen, die ganz in der Tiefe gelegen sind, ein sicheres Zeichen, daß der Sichelknoten mehrschichtig ist. Der Schnitt der Fig. 6b ist der 31. vom Hinterende an gerechnet, zeigt eine gut ausgebildete, wenn auch flache Primitivrinne und zwei oberflächlich gelegene Mitosen. Einige Schnitte weiter vorn hört jede Spur des Primitivstreifens auf. Seine Länge beträgt etwas mehr als ein Drittel der Länge der Area.

Den Embryo der Fig. 18, Tafel III, habe ich in Sagittalschnitte zerlegt. Wie schon erwähnt, war er der jüngste, bei dem schon einige wenige Mesodermzellen den Hinterrand der Area überschritten

hatten. Auf den Sagittalschnitten durch den Sichelknoten war eine kleine Vertiefung an der Oberfläche zu sehen.

Den nächsten Embryo der Tafel III, Fig. 19, habe ich in Querschnitte zerlegt; wie schon erwähnt, griff bei ihm der Mesodermhof schon merklich über den Hinterrand der Area hinaus. Er bestand aus großen, locker miteinander verbundenen Zellen von plumpem Aussehen. Wie die Querschnittserie lehrte, war er unmittelbar hinter der Area in der Mitte mehrschichtig; nach hinten zu wurde er einschichtig. Auf dem Sichelknoten befand sich eine kleine Grube, die aber mit der etwas weiter vorn beginnenden Primitivrinne nicht zusammenhing.

Fig. 7, Tafel V, stellt einen Medianschnitt durch den Embryo der Fig. 22 der Tafel III dar. Die Gesamtlänge der Area betrug 1,23 mm, war also nur um ein geringes größer als die des Medianschnittes der Fig. 5; der Entwicklungsgrad war aber entschieden viel höher. Von den 1,23 mm der Gesamtlänge nahm der Primitivstreifen 0,77 mm ein. Am Vorderende des Primitivstreifens war ein deutlicher Hensenscher Knoten vorhanden, oder mit anderen Worten, ein dunkler Fleck, mit dem der Primitivstreifen vorn sein Ende fand. Wie werden aber gleich sehen, daß diesem dunklen Fleck noch keine Erhebung der äußeren Keimschicht entsprach. Die Keimscheibe war etwas verbogen, was darin seinen Grund hatte, daß es unmöglich war, die Zona pellucida von ihr zu entfernen. Gewöhnlich fällt diese leicht von der Keimscheibe ab; in manchen Fällen aber, und dazu gehörte gerade der Embryo, von dem die Fig. 7 einen Medianschnitt zeigt, bleibt sie an der Oberfläche haften und ist ohne Gefahr, die Keimscheibe zu verletzen, nicht zu entfernen. Ich habe ein kleines Stück der Zona auf dem Endwulst gezeichnet. Man kann daraus nicht bloß ihre Dicke entnehmen, sondern auch, daß sie an ihrer Außenfläche rauh und aufgelockert ist.

Verfolgen wir nun zunächst den Primitivstreifen von hinten nach vorn und vergleichen wir zugleich das Bild des Medianschnittes mit dem Flächenbild der Fig. 22 der Tafel III. Am Hinterende des Primitivstreifens bemerken wir eine sehr mächtige Zellmasse, die weit in die Tiefe gewuchert ist und im Flächenbilde den großen, dunklen Fleck am Hinterende des Primitivstreifens, den wir als Sichelknoten oder Endwulst bezeichnet haben, erzeugt. Von dieser Zellmasse geht nach hinten, sowohl von der äußeren als von der inneren Keimschicht getrennt, lockeres Mesodermgewebe aus, das in der Nähe des Endwulstes dicker ist, von da an aber nach hinten

rasch an Dicke abnimmt. Vor dem Endwulst ist der Primitivstreifen auf dem Flächenbild ziemlich hell, und im Medianschnitt erscheint die Zellwucherung ziemlich dünn, ja auf dem abgebildeten Schnitte ist sie eine Strecke weit von der Oberfläche getrennt. Erst einige Schnitte daneben tritt wieder die Verbindung der tieferen Zellen mit den oberflächlichen ein. Daraus ist zu schließen, daß die Mittellinie des Primitivstreifens in diesem Fall etwas von der Medianebene abweicht, wovon allerdings im Flächenbilde nichts zu sehen war. Weiter vorn, und zwar in der ganzen vorderen Hälfte des Primitivstreifens ist diese Verbindung eine sehr innige, mit anderen Worten, die tieferen Zellen stehen mit den oberflächlichen direkt in Verbindung. Dabei nimmt die Zellmasse gegen das Vorderende sehr beträchtlich an Mächtigkeit zu. Sie ruft hier im Flächenbilde einen dunklen, rundlichen Fleck hervor, der etwas hinter der Pars circularis der Area gelegen ist und nach hinten ganz allmählich an Intensität verliert. Wie der Medianschnitt lehrt, entspricht dieser dunklen Stelle keine Erhebung des Embryoblasts, mit anderen Worten, es ist kein Hensenscher Knoten im strengen Sinne des Wortes vorhanden. Trotzdem versteht man aus dem Medianschnitt sehr wohl, wie das Flächenbild, das einen Knoten vortäuscht, zustande kommen konnte. Von dieser dicken Stelle des Embryoblasts, die wir, trotzdem kein wirklicher Knoten vorhanden ist, doch mit dem alten Namen des Hensenschen Knotens bezeichnen wollen, zieht ein dünner, auf dem abgebildeten Schnitte aus 6—7 Zellen bestehender Zellstrang nach vorn. Es ist dies zweifellos die erste Anlage des Kopffortsatzes, die allerdings noch sehr wenig entwickelt ist und von der das Flächenbild noch nichts zeigte. Diese Anlage des Kopffortsatzes zeigt am Vorderende eine merkwürdige Beziehung zur unteren Keimschicht. Die Zellen dieser Schicht senden nämlich, wie schon früher, Fortsätze nach außen gegen den Embryoblast und zwischen diese Fortsätze schieben sich die Zellen des Kopffortsatzes mit ihren Fortsätzen hinein. Während man im Bereiche des Primitivstreifens Mitosen nicht bloß dicht unter der Oberfläche, sondern auch in größerer Tiefe antrifft, ist das letztere vor dem Hensenschen Knoten nirgends der Fall. Hier liegen die Mitosen sämtlich dicht unter der Oberfläche, geradeso, wie in einem einschichtigen Epithel. Unter den vielen Schnitten, die ich eigens daraufhin untersucht habe, habe ich nicht einen einzigen gefunden, der hiervon eine Ausnahme gemacht hätte.

Wie am Hinterende, geht auch vorn die Area unvermittelt in das außerembryonale Ektoderm der Blastocyste über. Noch verdient ein eigentümliches Verhalten der unteren Keimschicht einer Erwähnung. Unterhalb des Endwulstes stehen die Zellen ziemlich dicht nebeneinander, ähnlich wie dies auch im vorausgehenden Stadium der Fall war; darauf folgt aber eine lange Strecke, eine Strecke, die ungefähr bis an das Vorderende des Kopffortsatzes reicht, in der die Zellen in großen Abständen aufeinander folgen; von da an nach vorn zu sind sie aber wieder sehr dicht gestellt, dichter, als irgendwo sonst, und zeigen zugleich eine bemerkenswerte Richtung ihrer Fortsätze. Im größeren hinteren, vor dem Kopffortsatz gelegenen Bezirke richten sich die Fortsätze mehr oder weniger direkt nach außen; unter dem Vorderende der Area aber sind sie sehr entschieden nach vorn gerichtet, ganz so, wie dies schon an jüngeren Keimscheiben (vgl. die Fig. 5, Tafel V) zu beobachten war.

Außerdem habe ich noch zwei weitere Embryonen aus demselben Uterus, also gleichfalls von 7 Tagen 3 Stunden geschnitten. Sie sind im Flächenbilde auf Tafel III, Fig. 20 und 21, abgebildet. Ich habe sie in Querschnitte zerlegt. Beide zeigten einen, nur auf einige wenige Schnitte beschränkten Kopffortsatz und eine deutliche, wenn auch sehr seichte Primitivrinne. Von diesen beiden Eigentümlichkeiten war im Flächenbild nichts zu sehen. Auch zwei Embryonen von 7 Tagen 2 Stunden habe ich in Querschnitte zerlegt; beide besaßen einen sehr kurzen Kopffortsatz und eine seichte Primitivrinne. Bei dem einen war der Endwulst an der Außenfläche nahezu glatt, bei dem anderen zeigte er statt einer einfachen Rinne eine größere Zahl von Vertiefungen. Endlich habe ich noch drei Embryonen von 7 Tagen geschnitten, die, trotzdem sie jünger waren als die eben genannten, doch auf etwas höherer Entwicklungsstufe standen. Sie sind auf Tafel III, Fig. 23, 25 und 26, abgebildet und die Flächenbilder früher beschrieben. Den ersten von ihnen habe ich in eine Sagittalschnittserie zerlegt, die etwas schief ausgefallen ist. Er hatte einen schönen, kurzen Kopffortsatz, einen sehr dicken Hensenschen Knoten und auf demselben eine kleine trichterförmige Vertiefung. Derartige Grübchen waren auch weiter hinten auf dem Primitivstreifen vorhanden. Der zweite hatte einen kurzen Kopffortsatz und eine seichte Primitivrinne, bot aber sonst nichts Besonderes. Der dritte besaß einen gut entwickelten Hensenschen Knoten und sein Endwulst zeichnete sich durch auffallende Breite aus.

Von der größten Wichtigkeit ist der auf Tafel V, Fig. 8, gezeichnete Medianschnitt durch den auf Tafel III, Fig. 27, von der Fläche gezeichneten Embryo von 7 Tagen 7 Stunden. Seine Länge betrug, wie schon erwähnt, 1,63 mm; weitaus den größeren Teil davon nahm das Primitivstreifengebiet ein. Auch auf das eigenartige Aussehen des Primitivstreifengebietes wurde bereits aufmerksam gemacht; namentlich wurde darauf hingewiesen, daß ein wirklicher Primitivstreifen nur in der vorderen Hälfte des Primitivstreifengebietes zu sehen war, und daß der Primitivstreifen, soweit er zu sehen war, bei durchfallendem Licht eine deutliche Primitivrinne erkennen ließ. Obwohl also eine solche auf Querschnitten schon bei viel jüngeren Embryonen zu konstatieren war, ist sie doch erst jetzt auch im Flächenbilde bei durchfallendem Licht nachweisbar. Ebenso wurde erwähnt, daß jetzt zum ersten Male bei durchfallendem Licht im Totalpräparat ein Kopffortsatz erkennbar war. Wie gesagt, war ein solcher gleichfalls schon früher auf Quer- und Sagittalschnitten sichtbar, aber an Totalpräparaten bei durchfallendem Licht nicht zu erkennen. Obwohl nun im Flächenbild, wie die Fig. 27 der Tafel III zeigt, die hintere Hälfte des Primitivstreifens, abgesehen vom Endwulst, zu fehlen schien, so war sie doch, wie die Schnittserie zeigte, zweifellos vorhanden. Daß sie hier nicht zu sehen war, hatte lediglich darin den Grund, daß das vom Primitivstreifen hervorwuchernde Mesoderm seitlich vom Streifen ebenso dick war wie in der Mitte. Die Fig. 8 der Tafel V zeigt natürlich nur den vorderen Teil des Primitivstreifens mit dem Hensenschen Knoten, der übrigens, wovon noch die Rede sein wird, nur ganz ausnahmsweise auf Sagittalschnitten so schön und deutlich zu sehen ist wie auf Querschnitten. Unter dem Primitivstreifen ist überall die untere Keimschicht als deutlich getrennte Lamelle zu erkennen. Auch in der Querschnittsebene des Hensenschen Knotens und darüber hinaus nach vorn ist sie deutlich als gesonderte, aus sehr platten Zellen bestehende Schicht zu erkennen. Die vor dem Hensenschen Knoten gelegene Strecke der äußeren Keimschicht wird nach vorn zu bis zum Rand der Keimscheibe allmählich dicker und zeigt zuletzt das Aussehen eines mehrreihigen Epithels, das aber, wie die Stellung der Mitosen beweist, sicher einschichtig ist. Eine besondere Beachtung erfordert der Kopffortsatz. Er ist so schön entwickelt, wie man ihn auf Sagittalschnitten nur selten sieht. Mit seiner unteren Fläche legt er sich dicht der unteren Keimschicht an, um mit ihr unter dem vorderen

Ende der Keimscheibe zu verschmelzen. Darüber, wie diese Verschmelzung zustande kommt, geben Bilder, wie das der Fig. 7 und ähnliche Auskunft. Die Zellen des Kopffortsatzes schieben sich mit ihren Fortsätzen zwischen die Fortsätze der Zellen der unteren Schicht, so daß schließlich jede Grenze zwischen beiden verschwindet. Die Wachstumsrichtung des Kopffortsatzes ist aus der Stellung seiner Zellen am Vorderende deutlich zu erkennen. Von ganz besonderer Wichtigkeit ist, daß *in großer Ausdehnung des Kopffortsatzes deutlich eine obere und untere Schicht oder Platte zu unterscheiden* ist. Die obere hat das Aussehen eines einschichtigen kubischen Epithels, das an einer ganzen Reihe von Stellen durch Spalten von der dickeren unteren Schicht getrennt ist. An dieser ist ein epithelialer Charakter nicht zu erkennen, vielmehr sind die Kerne zumeist so gestellt, daß ihre Längsachse parallel der Längsachse des Kopffortsatzes gerichtet sind. *Die äußere, aus kubischen Zellen bestehende Schicht oder Platte ist die Chordaplatte, die innere, dickere, unregelmäßig geformte die Darmplatte.* Wir haben also am Kopffortsatz die schon von van Beneden unterschiedenen beiden Platten zu unterscheiden. Eine Ausnahme macht nur das vorderste Ende des Kopffortsatzes, mit anderen Worten, diejenige Strecke desselben, wo er mit der unteren Schicht verschmolzen ist.

Die zweite, auf Tafel III, Fig. 28, gezeichnete Area von 7 Tagen 7 Stunden war fast genau ebenso weit entwickelt, wie die soeben geschilderte. Ich habe sie in Querschnitte zerlegt. Was den Kopffortsatz betrifft, so war er zwar sowohl im Flächenbilde, wie auf den Querschnitten sehr gut zu sehen, aber das Lumen unter der obersten Zellreihe, das der Medianschnitt so deutlich erkennen ließ, war nur auf ein paar Schnitten und auch auf diesen nicht sehr deutlich zu erkennen. Sehr deutlich war die Primitivrinne; sie war in eine vordere schmale und hintere breitere und seichtere Strecke geteilt. Wie schon erwähnt, war im Flächenbild auch die Grenze des Mesodermhofes sehr deutlich zu sehen.

Aus demselben Uterus habe ich noch zwei andere Keimscheiben entnommen und die eine in Sagittal-, die andere in Querschnitte zerlegt. Beide waren genau gleich groß; ihre Länge betrug 1,66, ihre Breite 1,10 mm. Die Sagittalserie bot im ganzen ganz ähnliche Bilder, wie die früher beschriebene; nur war der Kopffortsatz an seinem Vorderende schon in größerer Ausdehnung in die untere

Zellschicht einverleibt, als dies auf Fig. 8, Tafel V, zu sehen war; ein zweiter Unterschied bestand darin, daß der unter der obersten Zellschicht (der Chordaplatte) des Kopffortsatzes gelegene Kanal viel weniger deutlich zu erkennen war, wie an dem abgebildeten Schnitte. Das Mesoderm war auch hier neben dem Primitivstreifen viel dicker als neben dem Kopffortsatz. Was die Querschnittserie betrifft, so ließ der Kopffortsatz kein deutliches Lumen erkennen; das Ektoderm war in mehrere Falten gelegt, die aber der Brauchbarkeit der Schnitte keinen Eintrag taten.

Wie erwähnt, waren die zuletzt beschriebenen Embryonen 7 Tage 7 Stunden alt. Ich besitze ferner fünf Querschnittserien von Embryonen von 7 Tagen 8 Stunden, die aus drei verschiedenen Muttertieren stammen. Ihre Maße waren sehr verschieden; ich ordne sie nach der Länge der Area. Embryo I: Länge der Area 1,40, Breite 1,00, Länge des Primitivstreifengebietes 1,00 mm; Embryo II: Länge der Area 1,60, Breite 1,00, Länge des Primitivstreifengebietes 1,10, ungefähre Länge des Kopffortsatzes 0,30 mm; Embryio III: Länge der Area 1,70, Breite 1,00, Länge des Primitivstreifengebietes 1,15 mm; Embryo IV: Länge der Area 1,90, Breite 0,90, Länge des Primitivstreifengebietes 1,40, Länge des Kopffortsatzes ungefähr 0,30 mm; Embryo V: Länge der Area 2,20, Breite 1,00, Länge des Primitivstreifengebietes 1,60 mm. Die Embryonen I, III und V waren in Celloidin eingebettet, die anderen in Paraffin. Aus dem Uterus, aus dem der erste Embryo stammte, besaß ich noch einen zweiten von 1,70 mm Länge; ich habe ihn aber nicht in Schnitte zerlegt. Wohl am interessantesten war die Querschnittserie durch den jüngsten, 1,40 mm langen Embryo. Er besaß einen deutlich vorspringenden Hensenschen Knoten und einen fast in seiner ganzen Ausdehnung freien, d. h. von der unteren Keimschicht deutlich getrennten Kopffortsatz; eine Ausnahme machten nur die allervordersten Schnitte, welche eine solche Trennung nicht erkennen ließen. Auch beim zweiten Embryo sprang der Hensensche Knoten deutlich vor; der Kopffortsatz war aber nicht auf eine so lange Strecke von der inneren Keimschicht getrennt wie beim ersten. Der dritte zeigte nichts Besonderes. Vierter und fünfter Embryo waren etwas gestreckt; ich kann nicht ausschließen, daß die Streckung eine künstliche war, wahrscheinlich ist es aber nicht. Der vierte zeigte nichts Besonderes; der fünfte zeichnete sich durch einen schönen Hensenschen Knoten und durch ein kleines rundes Lumen im Hinterende

des Kopffortsatzes aus; das Vorderende des Kopffortsatzes zusammen mit dem von ihm nach den Seiten ausgehenden Mesoderm war völlig in die innere Keimschicht aufgenommen.

Die nächsten von mir auf Schnitten untersuchten Embryonen waren 7 Tage 12 Stunden alt. Sie stammten aus drei verschiedenen Tieren. Ich habe von ihnen sechs Querschnittserien angefertigt. Drei der schönsten Embryonen, die alle aus demselben Uterus stammten, habe ich in toto abgebildet; von ihnen war schon die Rede. Der jüngste der drei ist auf Tafel III, Fig. 29, die zwei älteren auf Tafel IV, Fig. 4 und 5, zu sehen. Schon diese Figuren lassen erkennen, wie verschieden groß und verschieden weit entwickelt Embryonen dieses Alters sind oder sein können. Aus der Querschnittserie durch den jüngsten der drei erwähnten Embryonen, der eine Länge von 2,17 und eine Breite von 1,20 mm hatte, und dessen Primitivstreifenregion ungefähr 1,50 mm maß, habe ich auf Tafel VI, Fig. 3a—3f, sechs Schnitte abgebildet, die als Paradigmen für Querschnitte durch Keimscheiben dieses Alters gelten können. Zur Orientierung bemerke ich, daß durch das Primitivstreifengebiet samt Hensenschem Knoten und Endwulst 140 Schnitte gelegt waren und durch den Kopffortsatz bis zum Vorderrand der Keimscheibe ungefähr 77. Der Kopffortsatz ist vorn in die innere Keimschicht einverleibt und geht unmittelbar in sie über. Ich beginne die Beschreibung der Schnitte mit dem auf Tafel VI, Fig. 3a, abgebildeten. Der Schnitt ist ungefähr der siebente hinter dem Hensenschen Knoten, der 16. hinter dem der Fig. 3b, der ein sehr typisches Bild des Hensenschen Knotens gibt. Die Primitivrinne ist von mäßiger Breite, wird dann nach vorn zu schmäler und hört an der hinteren Abdachung des Hensenschen Knotens auf. Mit der tiefen Einsenkung dieses Knotens, die in Fig. 3b zu sehen ist, hängt sie also nicht zusammen. Zwischen der Hensenschen Grube, wie ich die Einsenkung des Hensenschen Knotens nennen will, und dem Vorderende der Primitivrinne liegen 4—5 Schnitte, auf denen keine Spur einer Vertiefung zu sehen ist. Von dieser Eigentümlichkeit ist allerdings im Flächenbild nichts zu sehen gewesen. Von dem Schnitte der Fig. 3a an nach hinten wird die Primitivrinne seichter und bald ganz unregelmäßig. Sie hört vor dem Endwulst auf; dieser zeigt statt einer Rinne eine flache Vorwölbung. Vom Boden und den Seitenwänden der Primitivrinne wuchert das Mesoderm hervor, das in der vorderen Hälfte oder dem vorderen Drittel des Primitivstreifens deutlich zweischichtig

ist, in der hinteren Hälfte dagegen einschichtig zu sein scheint. Die Stellung der Kerne läßt aber vermuten, daß auch hier zwei Schichten von Zellen übereinander liegen. In einiger Entfernung von der Mittellinie wird das Mesoderm deutlich einschichtig und erstreckt sich als solches auch in den außerembryonalen Teil der Blastocyste hinein. Soweit die Area reicht, ist das Ektoderm ziemlich dick, wie aber aus der Stellung der Mitosen hervorgeht, bleibt es überall einschichtig; außerhalb der Area wird es zunächst dünner, um dann bald wieder an Dicke zu gewinnen. Diese dickere Zone ist die erste Anlage der Placentarzone, die also schon lange bevor ein Urwirbel zur Differenzierung gekommen ist, in die Erscheinung tritt. Es ist dies als prospektive funktionelle Anpassung zu betrachten, wie sie uns so häufig in der Entwicklung der Organe begegnet. Fig. 3b, die, wie geasgt, den 16. Schnitt vor dem der Fig. 3a darstellt, zeigt uns das typische Bild eines schön entwickelten Hensenschen Knotens. Die äußere Keimschicht ist zu einem hohen Buckel erhoben, in den sich eine nach unten etwas weiter werdende Grube einsenkt. In der mächtigen Zellmasse dieses Buckels sieht man fast auf jedem Schnitt Mitosen; diese sind in jeder Höhe gelegen, sowohl dicht unter der Oberfläche, speziell rechts und links von dem Eingang der Grube, als auch, wie an dem abgebildeten Schnitte in größerer Tiefe. Eine regelmäßige Verteilung der Kerne der Zellmasse ist gewöhnlich nicht wahrzunehmen; zuweilen kommt es aber vor, daß die äußere Keimschicht sich direkt in die oberflächliche Lage des Mesoderms fortsetzt. Immer sind die beiden mesodermalen Zellflügel dort, wo sie vom Knoten abgehen, zweischichtig; erst gegen den Rand der Keimscheibe zu werden sie einschichtig und schließlich hören sie an der äußeren Peripherie der Placentarzone ganz auf. Die Teilungsachsen der Mitosen sind fast stets, wie dies auch an der linken Seite der Fig. 3b zu sehen ist, deutlich in der Richtung des Flächenwachstums des Mesoderms gestellt, und nur selten kommt es vor, daß man über die Stellung der Teilungsachsen nicht ganz klar wird. Die innere Keimschicht ist unterhalb des Knotens ungemein dünn und scheint hier mit dessen Zellmasse verschmolzen zu sein. Längsschnitte durch jüngere und ältere Keimscheiben lassen aber keinen Zweifel darüber zu, daß eine eigentliche Verschmelzung des Knotens mit der unteren Keimschicht zu dieser Zeit hier nicht statthat. Nach den Seiten zu nehmen die Zellen der inneren Keimschicht eine andere Beschaffenheit an. Statt dünner Platten sieht man jetzt

kubische Elemente, die sehr oft an ihrer freien, d. h. dem Cystocoel oder der Höhle der Blastocyste zugewendeten Seite, buckelartige Vorragungen zeigen. Dieser Charakter des Epithels beginnt in der Nähe des lateralen Randes der Area; unterhalb der Anlage der Placentarzone werden die Zellen wieder niedriger, aber erst nach außen von dieser werden sie zu ganz dünnen Platten.

Auf dem nächst vorderen Schnitte ist die Höhle in der Zellmasse von der Oberfläche getrennt und mehr schlitzförmig; auf dem zweitvorderen ist sie nahezu kreisrund und die Zellmasse, in der sie liegt, beginnt sich von der Oberfläche zu trennen; auf dem drittvorderen ist die Höhle nur mit Ölimmersion mit einiger Sicherheit zu erkennen. Den vierten Schnitt vor dem der Fig. 3b habe ich auf Tafel VI, Fig. 3c, abgebildet. Die Höhle ist hier ungemein deutlich und besitzt eine ovale Form; von ihr gehen radiär gestellte Zellgrenzen aus. Nach der äußeren Oberfläche zu liegen die Zellen in einfacher, nach der Tiefe zu in etwa vierfacher Schicht. Rechts und links setzt sich der Kopffortsatz in das zweischichtige Mesoderm fort. Die zwei nunmehr folgenden Schnitte lassen von einer Höhle kaum etwas sehen; dagegen tritt auf dem dritten eine solche wieder deutlich auf und ist ebenso auch auf dem vierten gut zu sehen. Noch weiter vorn ist nichts Sicheres mehr davon wahrzunehmen. Die Fig. 3d stellt den siebenten Schnitt vor dem der Fig. 3c dar. Man kann an dem hier in die Breite gestreckten Kopffortsatz ziemlich deutlich eine äußere, aus kubischen Zellen bestehende Schicht von einer viel mächtigeren inneren Zellmasse unterscheiden. Unter dieser zieht, überall scharf und deutlich von ihr getrennt, die untere Keimschicht hinweg. Dieses Bild ändert sich aber sehr rasch. Noch auf dem nächsten Schnitte ist die innere Keimschicht deutlich vom Kopffortsatz getrennt; auf dem darauffolgenden aber ist von einer solchen Grenze nichts mehr zu sehen, und der dritte vor dem der Fig. 3d ist in Fig. 3e abgebildet. Der Kopffortsatz sieht hier wesentlich anders aus als weiter hinten. Er ist dünner geworden, und an seiner unteren Fläche sieht man eine seichte Rinne, deren Boden nackt ist, d. h. über den nichts von einer unteren Keimschicht hinwegzieht. Alsbald wird der in seinem Aussehen veränderte Kopffortsatz breiter, und auf dem vierten Schnitte vor dem der Fig. 3e erhält man das Bild der Fig. 3f. Der Kopffortsatz ist hier sehr stark in die Breite gezogen und zugleich sehr viel dünner, seine untere Fläche besitzt drei flache, durch niedrige Leisten voneinander getrennte

Rinnen, und auf den Kanten dieser Leisten, sowie auf dem lateralen Rand der zwei äußeren Rinnen liegen Zellen, die Ähnlichkeit mit den Zellen der inneren Keinschicht haben. Auf diese Zellen folgen jederseits nach außen zwei pyknotische Kerne, und erst dann kommen die mehr saftigen Kerne der unteren Keimschicht. Dieses Bild kehrt mit geringen Modifikationen auf vielen der folgenden Schnitte wieder. Bald ist statt zweier Rinnen nur eine einzige vorhanden, dann kommt wohl auch eine Stelle, an der der Kopffortsatz dicker und dichter ist oder wo er auf der einen, bald rechten, bald linken Seite stärker ausgebildet ist und dergleichen. Noch weiter vorn, schon gegen das Ende der Area zu, wird er immer breiter und undeutlicher. Seine Zellen, die auf der Fig. 3f wenigstens noch zum Teil epithelialen Charakter zeigten, behalten ihre scharfen, bestimmten Konturen nur mehr an der dem Cystocoel zugewendeten Seite, während sie nach außen mehr und mehr den Charakter von Mesodermzellen annehmen. Allmählich geht der Fortsatz in eine breite Platte über, die im Allgemeinen zweischichtig erscheint und aus locker miteinander verbundenen Zellen besteht. Diese Platte geht jederseits in das dünne Mesoderm und die aus platten Zellen bestehende innere Keimschicht über. Was die Bedeutung der Bilder betrifft, so besteht wohl kein Zweifel darüber, daß die Höhle im hinteren Ende des Kopffortsatzes, die auf dem Hensenschen Knoten ausmündet, dem Chordakanal Lieberkühns oder der Urdarmhöhle van Benedens entspricht, die beim Meerschweinchen, wo sie Lieberkühn entdeckte, allerdings sehr viel deutlicher und mächtiger ist als beim Kaninchen, ebenso wie auch die Fledermäuse einen sehr viel besser entwickelten „Chordakanal" besitzen. Das hintere Ende des Kanals, also die Strecke, die auf dem Hensenschen Knoten ausmündet, hat van Beneden mit dem Canalis neurentericus verglichen. Wenn auch die „Chordahöhle" beim Kaninchen klein und unscheinbar ist, so ist sie doch zweifellos vorhanden und erstreckt sich vom Hensenschen Knoten durch eine ganze Reihe von Schnitten nach vorn. Zuletzt geht die Grenze zwischen dem Kopffortsatz und der unteren Keimschicht verloren, beide verschmelzen miteinander, oder, wie man vielleicht am zutreffendsten sagen kann, der Kopffortsatz wird in die untere Keimschicht einverleibt.

Sehr wesentlich tragen auch Sagittalschnitte durch ähnlich weit entwickelte Embryonen zum Verständnis der Querschnittsbilder bei. Die Fig. 1, Tafel VI, zeigt einen Medianschnitt durch den Embryo

von 7 Tagen 16 Stunden, der im Flächenbild auf Tafel III, Fig. 31, zu sehen ist, während die Fig. 2 derselben Tafel einen etwas weiter entwickelten Embryo zeigt, der auf Tafel IV, Fig. 2, im Flächenbild wiedergegeben ist. Länge und Breite des ersteren betragen 2,43 und 1,10 mm, die des letzteren 2,83 und 1,20 mm. Auf beiden Bildern ist nur das Vorderende des Primitivstreifens, ja auf dem zweiten eigentlich nur der Hensensche Knoten gezeichnet; alles andere stellt den vorderen Teil der Area dar. Zuerst will ich über den in Fig. 1 abgebildeten Schnitt ein paar Worte sagen. Nahe dem Vorderende des Hensenschen Knotens, der auf der Schnittserie sehr schön zu sehen ist, bemerkt man eine kleine trichterförmige Einsenkung, in deren Vorderwand eine Mitose gelegen ist. Diese Einsenkung ist an vier Schnitten der Sagittalschnittserie (bei einer Schnittdicke von $7 \cdot 5\ \mu$) zu sehen. An einem der beiden Nachbarschnitte geht sie sogar in einen kurzen, sehr engen, nach vorn und unten gerichteten Kanal über, der in eine rundliche Höhle führt, die ungefähr so groß wie ein Zellkern ist. Die obere Wand dieses Kanals besteht nur aus einer einzigen Lage von Zellen. Außerdem sieht man noch an dem abgebildeten Schnitte ziemlich weit vor dem Hensenschen Knoten unter der oberflächlichsten Lage der Zellen des Kopffortsatzes, die ziemlich deutlich ein epitheliales Aussehen zur Schau trägt, kleine rundliche Lumina oder auch kurze Kanäle, geradeso, wie solche auch an den Nachbarschnitten zu sehen sind. Alle diese Hohlräume zusammen stellen wieder einen Kanal dar, der mit der Chordahöhle oder dem Urdarmkanal eines Meerschweinchens oder einer Fledermaus verglichen werden muß. Wichtig ist dabei auch jetzt wieder, daß die obere Wand des Kanals aus einer einzigen Lage kubischer Zellen besteht, während die untere außerordentlich viel dicker ist und ihre Zellen keinen epithelialen Charakter tragen. Ich will, wie schon früher, die obere Wand als Chordaplatte, die untere als Darmplatte bezeichnen. Damit setze ich mich allerdings in Gegensatz zu Hubrecht und Keibel und ihren Anhängern, die den ganzen Kopffortsatz als Chordaplatte bezeichneten, freilich, ohne daß auch nur ein Einziger von ihnen einen Kopffortsatz genau untersucht hätte. Wie die früher beschriebene Querschnittserie lehrt auch diese Sagittalschnittserie, daß die Hensensche Grube mit der Primitivrinne nichts zu tun hat, daß diese nicht in jene übergeht, daß sie vielmehr ziemlich weit hinter dem Hensenschen Knoten und dementsprechend auch hinter der Hensenschen Grube aufhört. Daß davon

an Flächenbildern nichts zu sehen ist, hängt wohl in erster Linie damit zusammen, daß der Kanal so außerordentlich eng ist und vom Hensenschen Knoten aus schief nach vorn verläuft. Die untere Keimschicht, die, wie in früheren Stadien, als eine Lage äußerst platter Zellen unter dem Primitivstreifen hinwegzieht, ohne mit ihm die geringste Verbindung einzugehen, läuft auch unter dem Hensenschen Knoten hinweg, ohne mit ihm zu verschmelzen. Wenn vielleicht Querschnitte durch den Hensenschen Knoten, wie der in Fig. 3b (Tafel VI), noch einen Zweifel daran aufkommen lassen könnten, ob es zu einer Verschmelzung zwischen ihr und dem Hensenschen Knoten komme, so werden solche Zweifel durch Sagittalschnitte völlig zerstreut. Freilich legt sich die untere Keimschicht an die untere Fläche des Hensenschen Knotens und ebenso auch an die Darmplatte des Kopffortsatzes dicht an. Verfolgt man nun an dem abgebildeten Schnitte die untere Keimschicht von hinten nach vorn, so kommt man zu einer Stelle, an der sie ganz plötzlich aufhört. Zugleich fehlt hier die Darmplatte des Kopffortsatzes, und es sind eine Strecke weit die Zellen der Chordaplatte von unten her ganz unbedeckt; auch nehmen sie hier einen sehr schönen epithelialen Charakter an. Noch eine Strecke weiter vorn tritt die untere Keimschicht wieder in die Erscheinung, und zugleich nimmt der Kopffortsatz ein ganz eigentümliches Aussehen an. Während er dort, wo die Chordaplatte zutage lag und an der Begrenzung des Cystocoels teilnahm, nur einschichtig war, d. h. in der Medianebene nur aus einer einfachen Lage von Zellen bestand, wird er jetzt deutlich zweischichtig, ohne daß seine Zellen ein epitheliales Aussehen annehmen. Es bleibt nun die untere Keimschicht eine ziemlich weite Strecke deutlich vom Kopffortsatz unterscheidbar, bis schließlich die Grenze zwischen beiden undeutlich wird oder ganz verschwindet. Die letzten Zellen, die noch dem Kopffortsatz zugerechnet werden können, liegen an dem abgebildeten Schnitte etwas hinter dem Vorderrand der Area.

Nicht minder interessant ist der in Fig. 2, Tafel VI, abgebildete Medianschnitt durch einen etwas weiter entwickelten Embryo aus demselben Uterus. Seine Maße wurden früher angegeben. Ich beginne bei der Beschreibung mit dem Hensenschen Knoten, in den sich, wie beim vorigen Embryo, von seiner höchsten Stelle aus eine trichterförmige Grube einsenkt, die sich auf diesem Schnitte direkt in einen engen nach vorn ziehenden Kanal fortsetzt, der mit einer ziemlich weiten ovalen Höhle endigt. Auch weiter vorn sind auf den

benachbarten Schnitten unter der obersten Zellschicht einige rundliche oder ovale Lumina zu sehen, die wohl zweifellos als Teile eines Chordakanals, der allerdings bei diesem Embryo lange nicht so schön und vollständig entwickelt war wie beim vorigen, aufzufassen sind. Wie beim vorigen Embryo ist auch bei diesem die Hensensche Grube von der Primitivrinne getrennt. Diese setzt sich also ebensowenig wie früher in die Hensensche Grube fort. Die untere Keimschicht und der Kopffortsatz zeigen bei diesem Embryo dieselben Wechselbeziehungen wie beim vorigen. Verfolgen wir die erstere von hinten nach vorn, so finden wir zunächst wieder, daß sie im Bereiche des Primitivstreifens überall deutlich von der darüber liegenden Zellmasse abgehoben ist; erst in der Höhe des Hensenschen Knotens legt sie sich an diesen innig an, ohne aber mit ihm zu verschmelzen. Dabei besteht sie wieder aus äußerst platten Zellen, deren Kerne in großen Entfernungen aufeinander folgen. Wie früher hört dann die untere Keimschicht plötzlich auf und gleichzeitig ändert sich das Aussehen des Kopffortsatzes. Statt einer aus mindestens zwei Lagen bestehenden Zellschicht sehen wir eine einfache, aus kubischen Zellen bestehende Platte, die hier, wo der Embryo in der Medianebene getroffen ist, zweifellos Chordaplatte ist. Vor dieser mäßig vertieften Stelle folgen wieder zwei platte Zellen der unteren Keimschicht und gleichzeitig wird der Kopffortsatz dicker, und seine Zellen liegen in zwei Lagen übereinander. Dann kommt eine kurze Grube, in deren Bereich der Kopffortsatz wieder aus einer einfachen Platte kubischen Epithels besteht und die untere Keimschicht fehlt; dann folgt abermals eine Zelle der unteren Keimschicht und über ihr ein zweischichtiger Kopffortsatz, der noch dazu dadurch ausgezeichnet ist, daß in ihm eine Mitose mit senkrecht von oben nach unten gestellter Achse liegt. Die Mitose steht also so, wie man sie beim Flächenwachstum eines einschichtigen Epithels nur äußerst selten sieht (ganz ausgeschlossen ist eine solche Stellung nicht). Endlich folgt noch eine dritte, außerordentlich lange, grubenförmig vertiefte Strecke, in deren Bereich die Chordaplatte bloß liegt und die untere Keimschicht vollkommen fehlt. Wie an den zwei vorhergehenden Stellen besteht auch hier die Chordaplatte aus einem niedrigen kubischen Epithel. Vor der dritten, vordersten Stelle, an der eine Chordaplatte zur Ausbildung gekommen ist, folgt zunächst eine Strecke, an der der Kopffortsatz ein besonders dichtes Gefüge hat und wo zugleich die untere Keimschichte deutlich als solche erkenn-

bar ist. Zum Schlusse folgt dann noch eine Strecke von auffallend lockerem Bau, innerhalb welcher eine Trennung von Kopffortsatz und unterer Keimschicht nicht vorhanden ist, wo vielmehr die an das Cystocoel angrenzenden Zellen unmittelbar in die darüber liegenden locker gefügten Zellen übergehen.

Wie gesagt, waren die beiden Embryonen, die ich zuletzt beschrieben habe, 7 Tage 16 Stunden alt. Der nächste Embryo, den ich in eine Sagittalschnittserie zerlegt habe, war 7 Tage 19 Stunden alt. Er war zwar etwas kürzer als der zuletzt beschriebene Embryo, indem seine Länge nur 2,60 mm betrug, war aber entschieden weiter entwickelt. Er ist im Flächenbild auf Tafel IV, Fig. 9, zu sehen. An diesem Bilde sieht man, daß er schon bisquitförmig zu werden beginnt. Die Einschnürung befindet sich dort, wo neben der Medullarrinne bald darauf der erste Urwirbel erscheint. Die Form des Embryo und die Beschaffenheit der Medullarrinne mit ihren drei Abschnitten lassen keinen Zweifel darüber zu, daß der Embryo unmittelbar vor der Urwirbelbildung steht. Der Medianschnitt, den ich hier nicht abgebildet habe, zeigt vor dem Primitivstreifen und dem umgewandelten Rest des Hensenschen Knotens und Kopffortsatzes zwei ungefähr gleich dicke Lagen von kubischen Zellen übereinander: eine obere, die dem Boden der Medullarrinne entspricht, und eine untere, die, wenigstens in den hinteren drei Vierteln oder vier Fünfteln, den Sagittalschnitt der Chordaplatte darstellt. Die erstere ist vorn am dicksten und weist außerdem auch am Hinterende, wo sie sich zum Hensenschen Knoten erhebt, eine eben merkliche Verdickung auf; dabei ist sie aber überall einschichtig. Die Chordaplatte geht hinten aus dem in eigentümlicher Weise umgewandelten Kopffortsatz und Hensenschen Knoten hervor, wovon später noch die Rede sein soll, behält dann durch den größeren Teil des Embryo den Charakter eines einschichtigen, niedrigen kubischen Epithels und wird erst vorn etwas dicker. Die Zellplatte, in die sie schließlich übergeht, hat, wie auf früheren Stadien, ein eigenartiges lockeres Gefüge. Dieser vorderste Teil der medianen Zellplatte ist sicher nicht mehr Chordaanlage; er gehört vielmehr der ventralen Wand des Vorderdarmes an, die erst später, wenn sich das Kopfende zu krümmen beginnt, in ihre ventrale Lage kommt.

Vergleichen wir dieses Stadium mit dem früheren, so fällt uns vor allem auf, daß, während früher nur an einzelnen Stellen der

dorsalen Darmwand auf dem Medianschnitt ein kubisches Epithel zu sehen war, dies jetzt in der ganzen Ausdehnung des früheren Kopffortsatzes mit Ausnahme von dessen hinterstem Ende der Fall ist. Sagittalschnittserien durch Kaninchenembryonen verschiedenen Alters lassen keinen Zweifel darüber zu, daß die Eröffnung des Chordakanals oder Urdarms sicher nicht, wie es van Beneden von der Fledermaus beschrieben hat, vorn mit einer queren und hinten mit einer sagittalen Spalte beginnt, sondern daß sie mehr der Art entspricht, welche Will vom Gecko beschrieben hat. So sind beim Embryo, von dem ein Medianschnitt auf Tafel VI, Fig. 2, abgebildet ist, sicher drei „Eröffnungsstellen“ vorhanden, die alle eine mediane Lage haben, während eine quere Spalte, die vor ihnen gelegen sein müßte, nicht nachzuweisen ist.

Der nächste und zugleich letzte Embryo, von dem ich die Bilder von Medianschnitten beschreiben will, ist im Flächenbild auf Tafel VI, Fig. 14, abgebildet. Er war 8 Tage alt, hatte eine Länge von 2,80 und vorn eine Breite von 1,34 mm und besaß bereits zwei vorn und hinten scharf begrenzte Urwirbel und hinter dem zweiten einen dritten in Bildung. Der Schnitt, der der Medianebene entspricht, zeigt folgende Eigentümlichkeiten. Das Ektoderm ist am Vorderende der Embryonalanlage erheblich verdickt. Diese verdickte Stelle halte ich trotzdem für ein einschichtiges, aber mehrreihiges Cylinderepithel; dafür spricht in erster Linie die Lage der Mitosen, die durchwegs dicht unter der äußeren Oberfläche anzutreffen sind, was bei einem geschichteten Epithel nicht der Fall ist. In geringer Entfernung vom vorderen Rande der Embryonalanlage zeigt diese verdickte Stelle eine Einsenkung, die der Bogenfurche entspricht, welche die Hirnplatte vorn und von den Seiten umkreist. Durch sie wird hier das Ektoderm in zwei Teile geschieden: in einen vorderen, der zur äußeren Haut des Embryo wird, also auch künftig Ektoderm bleibt, und einen hinteren, der dem dreieckigen Lappen der Hirnplatte entspricht, der am Flächenbild der Fig. 14, Tafel IV, bei diesem Embryo ganz besonders deutlich erkennbar ist. Auf diese verdickte Platte folgt das prismatische Epithel, das den Boden der Medullarrinne bildet. Hinten wird dieses ein wenig höher und steigt schließlich mäßig steil auf den Rest des Kopffortsatzes und des Hensenschen Knotens hinauf. Eine Hensensche Grube ist nicht mehr vorhanden; ebenso, wie dies beim früheren Embryo der Fall war. Der Rest des Hensenschen Knotens hebt sich vom Primitivstreifen, in

den er sich fortsetzt, in keiner Weise ab. Am Hinterende des Primitivstreifens, aber noch innerhalb der Strecke, an welcher das Mesoderm aus ihm hervorwuchert, findet sich eine ziemlich tiefe Grube, die im Flächenbild mit einem Sternchen (*) bezeichnet ist und die Afterbucht darstellt. Es wurde schon früher auf sie aufmerksam gemacht. Kurz hinter dieser Stelle wird das Mesoderm frei und beginnt sich zugleich in zwei Schichten zu sondern; eine äußere, dickere, die Somatopleura, und eine innere, dünnere, die Splanchnopleura. Zwischen beiden beginnt am Hinterende der Embryonalanlage eine kleine Höhle aufzutreten. Das freie, hinter der Afterbucht folgende Mesoderm bildet die Grundlage des auch im Flächenbild gut sichtbaren Allantoiswulstes. Mit diesem hört die Embryonalanlage auf. Hinter dem Allantoiswulst zieht das Ektoderm zunächst noch als eine aus kubischen Zellen bestehende Platte über das sehr dünne, aus zwei Lagen bestehende Mesoderm hinweg, um alsbald in die Placentarzone überzugehen. Anfangs war das Ektoderm hier entschieden einschichtig; aber schon in den zuletzt besprochenen Stadien machte sich das Bestreben bemerkbar, mehrschichtig zu werden. Es kommt dies zunächst vor allem in der Lage der Mitosen zum Ausdruck; während diese ursprünglich alle dicht unter der äußeren Oberfläche liegen, trifft man allmählich auch tieferliegende. Schon an der Placentarzone des früher erwähnten Embryo, bei dem erst der erste Urwirbel in Bildung begriffen war, konnte man das deutlich sehen. Noch viel mehr tritt es jetzt hervor; man trifft jetzt Mitosen in jeder Höhe, vielleicht sogar in der Tiefe mehr als dicht unter der Oberfläche. Das Epithel der Placentarzone ist also jetzt mehrschichtig geworden und beginnt sich in zwei Lagen zu sondern: in den Plasmodiblast van Benedens oder die Plasmodialschicht und den Cytoblast van Benedens oder die tiefe Schicht. Die Zellen der äußeren Schicht springen buckelartig vor, und jeder Buckel enthält einen Zellkern. In etwas späteren Stadien, bei Embryonen, welche drei oder vier Urwirbel haben, beginnt die äußere Schicht in Zotten auszuwachsen. Mit Cochenillealaun färben sich schon frühzeitig die Zellen der äußeren Schicht etwas dunkler als die der inneren; später tritt dies noch schärfer hervor, und bei Embryonen mit fünf Urwirbeln ist diese Differenz ohne Weiteres zu sehen. Der auf dem Medianschnitt sichtbare Teil der Placentarzone stellt natürlich den Bogen des Hufeisens vor, an das diese Zone durch ihre Form erinnert.

Ich gehe nun zur Beschreibung der unteren Zellage, soweit sie auf einem Medianschnitt sichtbar ist, über. Dabei vermeide ich absichtlich die Ausdrücke Entoderm, Chordaplatte, Lecithophor oder untere Keimschicht, weil für verschiedene Strecken der unteren Zelllage verschiedene Bezeichnungen passen. Der indifferenteste Ausdruck, ein Ausdruck, den schon Kölliker gebrauchte und den auch ich bei der früheren Darstellung anwandte, ist untere Keimschicht; indessen halte ich es für besser, jetzt schon, wenn es möglich ist, bezeichnendere Ausdrücke zu gebrauchen. Ich beginne bei der Beschreibung wieder mit dem Vorderende der Embryonalanlage, also mit derjenigen Strecke, die unterhalb des früher erwähnten Ektoderms im engeren Sinne des Wortes, also noch vor der Anlage des Gehirns, gelegen ist. Hier, und zwar bis zu der Furche, die das Ektoderm von der Hirnplatte trennt, besteht die untere Zellage aus ziemlich hohen, an ihrer freien Seite in unregelmäßige Fortsätze ausgezogenen Zellen. Diese Strecke der unteren Zellage wird später zur ventralen Wand des Vorderdarms. Zwischen ihr und dem Ektoderm im engeren Sinne liegen Mesodermzellen, die zu dieser Zeit eine einfache Zellschicht zu bilden scheinen, vielleicht aber schon jetzt, wie dies später, und zwar schon bei Embryonen mit fünf Urwirbeln, sicher der Fall ist, in zwei Schichten übereinander liegen und eine äußere Lage niedriger und eine innere hoher Zellen bilden, die eine spaltförmige Höhle zwischen sich fassen. Auch dieses Mesoderm kommt später, wenn sich die Kopfkrümmung zu bilden beginnt, an die ventrale Seite der Kopfregion zu liegen. Unterhalb der erwähnten Falte zwischen dem Ektoderm im engeren Sinne und der Hirnplatte ist die untere Zellage niedrig, wird aber später, wenn sich die Kopfkrümmung zu bilden beginnt, höher. Ich halte es für wahrscheinlich, daß aus dieser Strecke der unteren Zellage die entodermale Lamelle der Rachenhaut wird. Sodann folgt unter dem Vorderende der Hirnplatte eine dickere Strecke der unteren Zellage. Von dieser Strecke sieht man auf Querschnitten rechts und links Mesoderm hervorsprossen. Später wird dieses Epithel noch dicker und die Zellwucherung mächtiger. Die Strecke entspricht der von Rex bei der Ente und Möve beschriebenen interepithelialen Zellmasse des Entoderms. Hier bleibt das Entoderm sehr lange mit dem aus ihm hervorsprossenden Mesoderm in Verbindung. Die Strecke wird später zum Schlundgewölbe. Auf sie folgt eine Strecke der unteren Zellage, die ungefähr soweit reicht wie die Hirnplatte, und die sich

durch besonders niedrige, aber nach beiden Seiten sehr scharf begrenzte Zellen auszeichnet. Hinter ihr folgt ein kubisches Epithel. Dieses ist sicher Chordaanlage; wo dieses aber beginnt und ob und wie weit die niedrigen Zellen der nächst vorderen Strecke schon zur Chordaplatte zu rechnen sind, vermag ich zur Zeit nicht zu entscheiden. Hinten geht die Chordaplatte in den dorsalen Teil des Restes des Kopffortsatzes über, wobei sie etwas in die Höhe steigt. Im Bereiche des ganzen Primitivstreifens, der Afterbucht, des Allantoiswulstes und des ganzen außerembryonalen Bezirkes der Blastocyste ist die untere Zellage vom Mesoderm scharf getrennt. Von wo an man sie als Lecithophor oder Paraderm bezeichnen soll, ist schwer zu sagen. Vielleicht vom Beginn des außerembryonalen Bezirkes.

Natürlich genügen Sagittalschnittserien, so wichtig sie sind, nicht, um eine ganz klare Vorstellung vom Bau der Embryonen zu geben. Ich habe nun auch eine große Zahl von Querschnittserien angefertigt und glaube durch Kombination der Bilder der beiderlei Serien eine durchaus einwandfreie Vorstellung der Embryonalanlagen des Kaninchens in den fraglichen Stadien, vor allem auch des Schicksals des Kopffortsatzes, gewonnen zu haben. Ich beginne mit der Beschreibung einiger besonders wichtiger Querschnittsbilder durch den auf Tafel IV, Fig. 8, abgebildeten Embryo. Er war 7 Tage 19 Stunden alt und hatte eine Länge von 2,40 und eine Breite von 1,33 mm. Obwohl er noch nicht die Bisquitform zeigte, war er von der Bildung des ersten Urwirbels nicht mehr sehr weit entfernt. Wie schon früher erwähnt, läßt die Medullarrinne solcher Embryonen drei, durch ihre Transparenz, dann aber auch durch ihre Breite verschiedene Abschnitte unterscheiden. Der mittlere dieser drei Abschnitte ist der breiteste und bei durchfallendem Lichte hellste. Rechts und links von ihm tritt, wie gleichfalls schon erwähnt wurde, der erste Urwirbel auf. Es ist wegen der folgenden Beschreibung wichtig, daran nochmals zu erinnern. Der Hensensche Knoten dieses Embryo sprang zwar deutlich vor, zeigte aber nur eine unregelmäßige flache Vertiefung, keine eigentliche Grube; dagegen waren im Hinterende des Kopffortsatzes auf einigen Schnitten Lumina ähnlich den früher beschriebenen zu sehen. Ich habe aus der Serie nur zwei Schnitte abgebildet. Der erste, Fig. 4a, Tafel IV, ist der 21. vor dem Vorderende des Hensenschen Knotens und trifft noch den hinteren, mäßig breiten Teil der Medullarrinne. Der zweite, Fig. 4b, ist zehn Schnitte weiter vorn durch die Area geführt und trifft bereits den breitesten

und hellsten Teil der Medullarrinne, also den Teil, neben welchem später der erste Urwirbel erscheint. Im ganzen sind vom Vorderrand der Area bis zum Hensenschen Knoten 110 Schnitte geführt; der Schnitt der Fig. 4b ist also der 79. vom Vorderrand an gezählt. *Schon bald vor dem Hensenschen Knoten zeigt sich der Kopffortsatz zu einer breiten, an der unteren Fläche hie und da grubig vertieften Platte ausgezogen.* Diese Platte nimmt alsbald den Charakter eines kubischen Epithels an und steht an den Seiten, wie ja auch der Hensensche Knoten selbst, jederseits mit dem aus zwei Schichten von Zellen bestehenden Mesoderm in Verbindung. Nur an den Rändern der Platte schiebt sich die untere Keimschicht stets noch etwas vor, um die Platte mehr oder weniger weit von unten her zu bedecken. Außerdem sieht man an vielen Schnitten an der unteren Fläche eine oder mehrere platte Zellen, so daß das Bild zuweilen eine große Ähnlichkeit mit dem der Fig. 3f einer früher beschriebenen Querschnittserie bekommt. Zuweilen ist auch nur eine einzige derartige Zelle in der Mitte der unteren Fläche der Platte zu sehen, die mehr oder weniger buckelartig nach unten vorspringt, so daß die Platte in zwei Hälften geteilt zu sein scheint, so wie man an der Fig. 3f, wenn man will, drei Teile der Platte unterscheiden könnte. Die Zahl der Zellkerne, die ich in der Platte der Fig. 4a zähle, beträgt etwa 24; davon ist eine der am Rande gelegenen Zellen in Teilung begriffen. Außerdem sieht man unter die beiden Ränder der Platte von beiden Seiten her die flachen Zellen der unteren Keimschicht übergreifen. Eine Anzahl der nach außen von der medianen Platte folgenden Zellen zeichnet sich durch das pyknotische Aussehen ihrer Kerne aus; sie sind meistens etwas flacher als die folgenden. Auf diese durch ihre pyknotischen Kerne ausgezeichneten Zellen folgen höhere, die an ihrer basalen Seite in längere oder kürzere Fortsätze auslaufen, und diese machen — und zwar schon an der lateralen Grenze der Area und dann darüber hinaus bis unter die Placentarzone — auffallend großen, an der freien Seite halbkugelig vorgetriebenen Zellen Platz. Noch weiter nach außen werden die Zellen wieder niedriger, springen aber mit ihren Kernen noch immer in das Cystocoel vor. Das Mesoderm ist an dem abgebildeten Schnitte auf einer Seite von der medianen Zellplatte abgerissen; es ist hier, wie überall in der Nähe der Mitte, zweischichtig. Der Breite der medianen Platte entspricht auch die Breite der Medullarrinne, deren Boden sehr flach ist, und deren Ränder sich dort,

wo das Mesoderm beginnt, steil gegen den dickeren Teil der Medullarplatten erheben. Gewöhnlich liegt der Boden der Medullarrinne der medianen Zellplatte unmittelbar an; an dem abgebildeten Schnitte aber haben sich beide voneinander entfernt, was natürlich auf einem Artefakt beruht. Der Schnitt der Fig. 4b geht, wie gesagt, durch den breitesten und bei durchfallendem Lichte hellsten Teil der Medullarrinne; er trifft die Embryonalanlage dort, wo bald darauf der erste Urwirbel auftritt. Die mediane Zellplatte unter der Medullarrinne ist hier außerordentlich breit. Ich zähle in ihr 28 Zellkerne, also ungefähr soviel, wie an dem bereits stark modifizierten Kopffortsatz der Fig. 3f oder dem noch sehr wenig veränderten der Fig. 3d. Übrigens ist zu bedenken, daß der Lage nach nur der Schnitt der Fig. 3f, nicht aber die vorhergehenden Schnitte 3e, 3d und 3c, dem der Fig. 4b entspricht. Dies ist für die Beurteilung der Bilder von großer Wichtigkeit. Die Ränder der medianen Zellplatte sind auf dem abgebildeten Schnitte zweischichtig. Manchmal sieht es an Schnitten durch diese Gegend aus, als ob die äußere Schicht der Platte, die aus höheren Zellen besteht, in die äußere Lamelle des Mesoderms überginge, die innere, aus platten Zellen bestehende, in die innere. Ganz dasselbe ist, und zwar mit besonderer Deutlichkeit, auch an dem Schnitte der Fig. 4a auf der linken Seite zu sehen. In der Region des ersten Urwirbels, wie wir die Region nennen können, durch die der Schnitt der Fig. 4b führt, sowie in den darauf nach vorne zu folgenden Schnitten macht sich aber jetzt schon am Mesoderm ganz entschieden das Bestreben geltend, sich von der aus dem Kopffortsatz hervorgegangenen medianen Zellplatte zu trennen. Ein Vergleich der Fig. 4a und 4b lehrt, daß im hinteren Bereiche der Medullarrinne die darunter liegende mediane Zellplatte dicker ist als weiter vorn, wo die Medullarrinne am breitesten ist; darauf dürfte es wohl beruhen, daß das hintere Drittel der Medullarrinne im durchfallenden Lichte dunkler ist als das mittlere. Vorn wird die Medullarrinne wieder schmäler, und die mediane Zellplatte unter ihr tritt wieder mit den beiden Mesodermflügeln in Verbindung. Sie ist zunächst nicht besonders breit; weiter vorn aber verbreitert sie sich und zugleich tritt eine so innige Verschmelzung mit dem Mesoderm ein, daß eine Scheidung zwischen beiden nicht mehr möglich ist. Stellenweise ist wohl auch in der Mitte eine Verdickung zu sehen, in die sich eventuell von unten her eine Grube einsenken kann.

Das nächste Bild (Fig. 5, Tafel VI) zeigt uns einen Querschnitt durch den breitesten Teil der Medullarrinne und zugleich durch den ersten, eben in die Erscheinung getretenen Urwirbel des Embryo der Fig. 11, Tafel IV. Der Schnitt entspricht also der Lage nach genau dem der Fig. 4b des nächst jüngeren Embryo und nahezu genau dem der Fig. 3f eines noch jüngeren, bereits früher besprochenen Embryo. Er ist der 38. vor dem Vorderende des Hensenschen Knotens und zugleich der 88. hinter dem Vorderrand der Area. Vom Vorderrand der Area bis zum Vorderende des Hensenschen Knotens betrug also die Zahl der Schnitte 126 (Schnittdicke, wie fast immer, $= 7 \cdot 5\ \mu$). Die Bilder solcher Schnitte, sowie von Schnitten, welche durch Embryonen ähnlichen oder gleichen Entwicklungsgrades geführt sind, wie z. B. die der Fig. 4a und 4b, Tafel VI, und zahlreiche andere, dann aber auch solche jüngerer Embryonen, wie der auf Tafel VI, Fig. 3f, abgebildete, sprechen eine so klare Sprache, daß man sich ihr nicht entziehen kann. Wer in aller Welt hat jemals bei einem Säugetier eine Chordaanlage von der ungeheuerlichen Breite gesehen, wie sie die mittlere Zellplatte dieser Embryonen zeigt? Selbst Hubrecht und Keibel und ihre Anhänger, die freilich alle zusammen nie einen Kopffortsatz eines Säugetieres und sein weiteres Schicksal genau untersucht haben, werden keinen Beweis dafür beizubringen vermögen, daß die mittlere Zellplatte ausschließlich Chordaplatte sei, also nichts als die Chorda aus sich hervorgehen lasse. Sie werden aber auch keinen Beweis dafür beizubringen vermögen, daß an der Bildung dieser vermeintlichen Chordaplatte — der mittleren Zellplatte — noch etwas anderes als der Kopffortsatz, etwa der Lecithophor oder die untere Keimschicht beteiligt sei. Schon daraus allein ergibt sich der unumstößliche Beweis, daß der Kopffortsatz nicht lediglich die Anlage der Chorda sein kann. Andererseits ist auch die, z. B. von O. Hertwig, freilich gleichfalls ohne irgend welche beweiskräftige Beobachtungen, aufgestellte Ansicht, daß der Kopffortsatz außer an der Bildung der Chorda noch an der des gastralen Mesoderms teilnehme, durchaus unhaltbar. Schon bevor sich der erste Urwirbel bildet, beginnt sich, wie wir gesehen haben, der Zusammenhang zwischen Kopffortsatz und Mesoderm in der Querebene, in der der Urwirbel entsteht, sowie darüber hinaus, zu lösen. Im Stadium von einem Urwirbel ist er, wie auch die Fig. 5 zeigt, vollständig gelöst. Die mediane Zellplatte, die der direkte Abkömmling des Kopf-

fortsatzes ist, gibt also von diesem Stadium an sicher im Bereiche der Querebene des ersten Urwirbels und, wie wir sehen werden, in der Urwirbelregion überhaupt, keine einzige Zelle an das Mesoderm ab. In diesen und den verwandten Stadien enthält also die mediane Zellplatte sicher mehr Material, als zur Bildung der Chorda notwendig ist, aber ebenso sicher kein Material zur Bildung des Mesoderms. Schon diese Überlegung allein muß den Schluß aufdrängen, daß sie eben nicht bloß Chordaplatte und auch nicht Chordamesodermplatte, sondern Chordadarmplatte ist, daß sie, mit anderen Worten, nicht bloß die Chorda liefert, sondern auch das Epithel der Darmwand oder — wenn wir uns sehr vorsichtig ausdrücken — eines Teiles der Darmwand. Ich werde später auf diesen Gegenstand noch zurückkommen, und wir werden sehen, daß höchstwahrscheinlich das Epithel der ganzen dorsalen Darmwand aus der medianen Zellplatte den Ursprung nimmt. Dagegen beteiligt sich die untere Keimschicht wohl sicher an der Bildung der ventralen Wand des Kopfdarms und vielleicht auch an der des Rumpfdarms, dessen Anhangsorgan ja der Dottersack ist.

Was im Übrigen die Serie, der der Schnitt der Fig. 5 entnommen ist, betrifft, so erwähne ich nur, daß das Mesoderm nur noch ganz hinten, unmittelbar vor dem Hensenschen Knoten mit der Chordadarmplatte zusammenhängt. Schon ziemlich weit hinter dem oben abgebildeten Urwirbel, also in der Region der hintersten Strecke der Medullarrinne, hat es sich von der Platte vollständig gelöst. Die Querschnittsform der Platte sowie ihre Größe und vor allem ihre Breite sind in den verschiedenen Regionen der Embryonalanlage außerordentlich verschieden. Ich müßte einige Dutzend Schnitte abbilden, um davon eine Vorstellung zu geben. Interessant ist, daß auf vielen Schnitten die Platte auf dem Querschnitte an beiden Rändern zugespitzt ist und sich hier in die untere Zellage fortsetzt. Auf dieses Verhalten wird noch bei der Beschreibung des nächstfolgenden Embryo Rücksicht genommen werden.

Wie schon erwähnt, habe ich zwei Arten oder Varietäten von Embryonen mit einem Urwirbel beobachtet: eine kurze, breite, gedrungene und eine lange, schmale, schlanke. Der Embryo, aus dessen Querschnittserie der in Fig. 5, Tafel VI, abgebildete Schnitt stammt, gehört der kurzen, gedrungenen Art an. Von dieser habe ich zwei Exemplare untersucht, von denen ich den einen in toto aufbewahrt habe. Obwohl etwas jüngere oder ältere Embryonen

im Allgemeinen länger und schmäler zu sein pflegen, sind diese kurzen Embryonen doch durchaus normal gebaut. Ein Blick auf die erste Reihe der Tafel IV lehrt ohne weiteres, wie sehr auch in früheren Stadien Länge und Breite gleich oder nahezu gleich alter Embryonen variieren. Ich habe von dem langen, schmalen Embryo, dessen Urwirbel etwas schärfer sowohl vorn als hinten begrenzt war, der also wohl ein klein wenig weiter entwickelt war, nur eine Skizze angefertigt, dieselbe aber nicht ausgeführt, und zwar, wie schon erwähnt, deshalb, weil mir bei den verschiedenen Manipulationen mit ihm das Unglück zugestoßen war, in den linken Urwirbel mit der Präpariernadel ein kleines Loch zu stechen. Im übrigen waren aber die Querschnittsbilder dieses Embryo von außerordentlicher Klarheit und Schönheit und das den Urwirbel und die Medullarplatte durchsetzende Loch störte die Serie in keiner Weise. Das Loch ist indessen so weit von der Mitte entfernt gelegen, daß das von mir abgebildete und später zu besprechende Bild, das einen Querschnitt durch den ersten Urwirbel zeigt, dasselbe nicht trifft. Dieser Embryo ist nun in vielfacher Beziehung interessant und wichtig; dies gilt schon vom Primitivstreifen mit der Primitivrinne und vom Hensenschen Knoten mit der Hensenschen Grube. Der Hensensche Knoten erhob sich kaum merklich über die Umgebung; dagegen ließ er eine sehr deutliche trichterförmige Grube erkennen, die sich nach vorn in die Medullarrinne verfolgen ließ, während sie hinten sehr scharf und deutlich von der Primitivrinne getrennt war. Die Brücke, die die Hensensche Grube von der Primitivrinne trennte, war (bei einer Schnittdicke von $7 \cdot 5\ \mu$) mindestens neun Schnitte breit; in dieser immerhin sehr ansehnlichen Strecke war an der äußeren Oberfläche der Area nicht die geringste Spur einer Vertiefung zu erkennen. Hensensche Grube und Primitivrinne waren also auch bei diesem Embryo, wie in den meisten Fällen, vollständig voneinander getrennt. Der Hensensche Knoten erstreckte sich über zwölf Schnitte. Darauf folgte unmittelbar vor ihm der auf Tafel VII, Fig. 1a, abgebildete Schnitt, der merkwürdig genug ist, um eingehender besprochen zu werden. Das Bild zeigt uns unter dem rinnenförmig vertieften Ektoderm eine mächtige, sehr dichte Zellmasse, die sich nach beiden Seiten in die Mesodermflügel (das gastrale Mesoderm) fortsetzt. Diese beiden Mesodermflügel sind deutlich zweischichtig; die äußere Schicht besteht aus ziemlich hohen, prismatischen, die innere aus niedrigen, unregelmäßigen Zellen. An diese mediane Zellmasse tritt

unten von rechts und links die untere Keimschicht heran. Ungefähr in der Mitte schneidet vom Cystocoel aus eine tiefe Spalte in die mediane Zellmasse ein, die sich schließlich nach der rechten Seite wendet, um hier zu endigen. Links ist gleichfalls eine horizontale Spalte vorhanden, jedoch ist ein Zusammenhang mit der vertikalen Spalte auf diesem Schnitte nicht vorhanden. Ein solcher besteht aber zweifellos auf dem vorhergehenden, also noch dem vordersten Ende des Hensenschen Knotens angehörigen Schnitte. Wir können also von einer T-förmigen Spalte sprechen, deren vertikaler Schenkel in das Cystocoel mündet, und deren Querbalken die mediane Zellmasse in eine dorsale und ventrale Platte teilt. Von diesen ist die ventrale wieder durch die vertikale Spalte in eine rechte und linke Hälfte zerlegt. Die Wände dieser T-förmigen Spalte, vor allem die dorsale Platte, dann aber auch mindestens ein Teil der ventralen, zeigen einen sehr deutlichen epithelialen Charakter. Die Kerne der Zellen liegen an der basalen Seite. — Der Schnitt, der auf den der Fig. 1a folgt, zeigt von dem vertikalen Schenkel der Spalte nur das dorsale Ende. Von einer Einmündung in das Cystocoel ist nichts mehr zu sehen. Dagegen ist der Schnitt durch zwei Mitosen in der dorsalen Platte der medianen Zellmasse bemerkenswert. Sie liegen an der dem Spaltraum zugekehrten, also freien Seite der Zellen. — Den zweiten Schnitt proximalwärts von dem in Fig. 1a abgebildeten habe ich in Fig. 1b gezeichnet. Hier hat sich die rechte Hälfte des Querbalkens der T-förmigen Spalte, der bei wechselnder Einstellung viel weiter nach links in die mediane Zellmasse hinein zu verfolgen ist, als es die Figur zeigt, in das Cystocoel eröffnet. Vom vertikalen Schenkel ist nichts mehr vorhanden. Ganz links in der Figur liegt eine Mitose; sie gehört wahrscheinlich noch dem Ende der dorsalen Zellplatte an. Während sich also die mediane Öffnung geschlossen hat, hat sich, wie gesagt, die rechte Hälfte des Querbalkens ins Cystocoel eröffnet. Die Öffnung wird von unten her von einer stark vorspringenden Lippe begrenzt, die an der Zeichnung deutlich zu sehen ist.

Auf dem nächsten Schnitte ist die Öffnung wieder geschlossen, und von der ganzen T-förmigen Spalte sind nur mehr einzelne, allerdings sehr deutliche Reste vorhanden: vor allem ein horizontal gestelltes Lumen in der Mitte; dann ein paar eben erkennbare Lichtungen auf der rechten und linken Seite. Die Lichtung der rechten Seite liegt dicht über der Stelle, an der auf dem vorigen Schnitte

die rechte Hälfte des Querbalkens der Spalte ausmündete. — Der fünfte Schnitt vor dem Hensenschen Knoten zeigt in der medianen Zellmasse eine große zentrale Höhle, deren längster Durchmesser horizontal gerichtet ist und die sich nach rechts in ein enges Lumen fortsetzt. Unterhalb des Endes dieses Lumens senkt sich vom Cystocoel her eine trichterförmige Grube ein, die der Lage nach eher der zentralen Spaltöffnung der Fig. 1a als der rechten der Fig. 1b entspricht. — Der nächste Schnitt, also der sechste vor dem Hensenschen Knoten, ist in Fig. 1c abgebildet. Man sieht an ihm die dorsale Zellplatte an der linken Seite ventralwärts umbiegen. Zwischen der breiten, dorsalen und der schmalen, ventralen Platte liegt eine horizontale Spalte, die sich nach unten trichterförmig erweitert und medianwärts öffnet. Die horizontale Spalte entspricht zweifellos der linken Hälfte des Querbalkens der T-förmigen Spalte der Fig. 1a und ihre Öffnung der Lage nach ungefähr — etwas Sicheres ist darüber nicht zu sagen — der Einmündung des vertikalen Schenkels jener Spalte. — Der siebente Schnitt bietet wesentlich dasselbe Bild, nur ist alles sehr viel weniger deutlich. — Der achte läßt von der Einmündung ins Cystocoel nur mehr einen undeutlichen Rest erkennen, aber außerdem links davon eine flache, trichterförmige Vertiefung, um die sich die dorsale Zellplatte herumkrümmt. — Der darauffolgende neunte Schnitt vor dem Hensenschen Knoten ist in Fig. 1d abgebildet. Die flache Vertiefung links von der Mitte entspricht der eben erwähnten Vertiefung des vorhergehenden Schnittes, liegt also links vorn von der Öffnung der Fig. 1c. Gegen diese Einsenkung sind die Zellen radiär gestellt. — Auf den folgenden Schnitten flacht sich das linke Ende der Zellplatte allmählich ab, was auf der rechten Seite (vgl. Fig. 1d) bereits früher geschehen ist. Auf dem Schnitt der Fig. 1d läuft also die Zellplatte rechts flach in die innere Zellschicht aus. Weiter vorn wird die Platte auch links flacher und nimmt allmählich dasselbe Aussehen an wie rechts. So kommen wir zu Schnitten, wie die Fig. 1e einen zeigt, der den 24. vor dem Hensenschen Knoten darstellt und genau in der Mitte zwischen diesem und dem ersten Urwirbel die Area durchschneidet. An der Zellplatte, die jetzt an die Stelle des Kopffortsatzes getreten ist, können wir drei Abschnitte unterscheiden: einen medianen unmittelbar unter dem Boden der Medullarrinne gelegenen, der aus gleichmäßig kubischen Zellen besteht, und zwei seitliche, die sich von ihm aus direkt nach rechts und links fortsetzen, und deren

Zellen allmählich flacher werden, so daß schließlich die Platte zugeschärft in die platten Zellen der inneren Zellschicht übergeht. Die aufmerksame Verfolgung dieser und ähnlicher Serien muß, wie mir scheint, jedem die Überzeugung aufdrängen, daß von den beiden Zellplatten eines Kopffortsatzes, wie desjenigen der Fig. 1a, die dorsale oder doch wenigstens ein Teil derselben zum medianen, der Anlage der Chorda entsprechenden Abschnitt der Chordadarmplatte, die ventrale dagegen, nachdem sie sich in eigentümlicher Weise aufgespalten und in zwei Hälften geteilt hat, in die beiden seitlichen Abschnitte, die die Anlage des Darmepithels darstellen, wird. An der Chordadarmplatte eines Schnittes, wie desjenigen der Fig. 1e oder eines ähnlichen haben wir also einen medianen Streifen als Chordaplatte und zwei seitliche, die den medianen zwischen sich fassen, als Darmplatten zu unterscheiden. So erklärt sich uns auch die ungeheuere Breite der Chordadarmplatte in diesen und den benachbarten Stadien, die jeden in Erstaunen setzen muß, und die immer unverständlich bleiben müßte, wenn die Platte lediglich Chordaplatte wäre. So aber wird uns klar, daß nur ein medianer Streifen die Bedeutung der Chordaplatte hat, die beiden Seitenstreifen aber Darmplatten sind. Die Medullarrinne ist auf dem Fig. 1e abgebildeten Schnitte relativ schmal; der Schnitt geht nämlich durch ihre hintere schmale Stelle. Von da an erweitert sie sich und ist in der Urwirbelregion am breitesten. Wenn sie auch an dem schlanken Embryo, dem diese Schnitte entnommen sind, nicht die ungeheuere Breite besaß wie an den Embryonen der Fig. 8—11 der Tafel IV, so ließ sie doch genau so, wie diese, drei Strecken unterscheiden: eine hintere von mäßiger Breite, eine mittlere von größter Breite und eine vordere von größter Schmalheit. Zwischen diesen drei Stellen sind enge Stellen vorhanden, und durch die hintere der beiden engen Stellen ist eben der Schnitt der Fig. 1e geführt. Von da an nach vorn wird die Medullarrinne wieder breiter und in der Querschnittsebene des einzigen, jetzt vorhandenen, vorn und hinten sehr scharf begrenzten Urwirbels, zeigt sie das Bild der Fig. 1f. Unter ihr liegt wieder die Chordadarmplatte, die sich aber jetzt weit über sie hinaus fortsetzt und zugleich an den beiden Rändern zugeschärft ist, was bei der Chordadarmplatte der etwas jüngeren auf Tafel VI gezeichneten Embryonen noch nicht der Fall war. (Man vgl. die Lage

der Seitenränder der Fig. 1f, Tafel VII, mit denen der Fig. 4b und 5, Tafel VI.) Wie mir scheint, weist diese Form der Ränder darauf hin, daß jetzt fortwährend von den Darmplatten Zellen nach außen abgegeben werden. Vor der Urwirbelregion wird die Medullarrinne sehr schmal und zugleich sehr tief, und auch die Chordadarmplatte erscheint dann kaum breiter als der Boden der Medullarrinne. Im vordersten Bereiche der Embryonalanlage darf aber sicher nicht mehr von einer Chordadarmplatte, sondern nur von einer Darmplatte gesprochen werden. Es ist das der Teil der Area, der sich später ventralwärts krümmt, und dessen Entoderm zum ventralen Entoderm des Kopfdarmes wird. Davon war schon früher die Rede.

Die Schnitte, nach denen die Fig. 2a—2c, Tafel VII, gezeichnet sind, gehörten einem Embryo von 8 Tagen an, der eine Länge von 2,87 bei einer Breite von 1,10 mm hatte. Er besaß zwei gut ausgebildete, vorn und hinten scharf begrenzte Urwirbel. Der erste Schnitt (Fig. 2a) geht durch das Vorderende des Hensenschen Knotens, soweit überhaupt noch von einem solchen gesprochen werden kann, und ist der letzte, der noch eine Verbindung des Ektoderms mit der Chordadarmplatte zeigt. Diese besitzt rechts und links von der Verbindung mit dem Ektoderm eine leichte Anschwellung, um dann spitz auszulaufen und in die zunächst aus pyknotischen Zellen bestehende innere Zellschicht überzugehen. Das Mesoderm ist auf dem Schnitte nur noch ganz lose mit den wulstigen Seitenteilen der Chordadarmplatte verbunden; und zwar ist es die äußere, aus kubischen Zellen bestehende Schicht, die diese Verbindung eingeht. Wie gesagt, war der Schnitt der Fig. 1a der erste vor dem Hensenschen Knoten eines Embryo mit einem Urwirbel; wenn man nun bedenkt, daß der Schnitt der Fig. 2a der vorderste durch den Hensenschen Knoten eines Embryo mit zwei Urwirbeln ist, so muß die kolossale Veränderung auffallen, die die Embryonalanlage in dieser relativ kurzen Zeit erfahren hat. Beim Embryo von einem Urwirbel war noch ein, wenn auch nicht mehr typischer Kopffortsatz vorhanden, beim Embryo von zwei Urwirbeln fehlt ein solcher ganz. Statt eines Kopffortsatzes folgt auf den Hensenschen Knoten nach vorn zu sofort eine Chordadarmplatte, und diese zeigt gleich einen Bau, wie ihn die Chordadarmplatte eines Embryo mit einem Urwirbel erst viel weiter vorn besitzt.

Das nächste Bild, Fig. 2b, zeigt uns den zehnten Schnitt vor dem Hensenschen Knoten. Der Schnitt der Fig. 1d war, wie oben

erwähnt, der neunte vor dem Vorderende des Hensenschen Knotens des Embryo mit einem Urwirbel. Man vergleiche nun, wie ungemein dick und kräftig die Chordadarmplatte von 1d im Vergleich mit der von 2b ist. Der Zellenreichtum ist in 1d erheblich größer als in 2b. Dort zähle ich ungefähr 31, hier nur 22 Zellen. Die Platte muß also an ihren Rändern schon eine ziemlich große Zahl von Zellen an den Teil der unteren Zellschicht abgegeben haben, der die spätere dorsale Darmwand bilden hilft. Und nun erst gar der Schnitt durch die Mitte des ersten Urwirbels, dessen Bild uns die Fig. 2c zeigt. Er ist der 66. vor dem Vorderende des Hensenschen Knotens. Der Abstand zwischen erstem Urwirbel und Hensenschem Knoten ist größer geworden; früher betrug er 48, jetzt beträgt er 66 Schnitte. Das Wachstum erfolgt hauptsächlich von der Primitivstreifenregion und dem Hensenschen Knoten, soweit von einem solchen noch gesprochen werden kann, aus, wenngleich ein Eigenwachstum innerhalb der in Frage kommenden Strecke gewiß nicht ausgeschlossen werden kann. Die Chordadarmplatte hat den größten Teil ihrer Darmzellen, wenn ich so sagen darf, nach außen abgegeben und ist infolgedessen sehr zellenarm geworden. Während sie im Stadium von einem Urwirbel in der Höhe des Urwirbels noch ungefähr 19 Zellen auf dem Querschnitte zeigte, zeigte sie jetzt nur noch deren zehn; zugleich ist die Platte viel dünner gworden. Ich brauche wohl kaum nochmals zu betonen, daß ein Übergang von Zellen der Chordadarmplatte in das Mesoderm ganz ausgeschlossen ist; dieses ist im ganzen Bereich der Embryonalanlage vor dem Hensenschen Knoten von der Chordadarmplatte völlig getrennt. Die Zellen, die zu Darmzellen werden, nehmen zunächst eine pyknotische Beschaffenheit an, was namentlich von ihren Kernen gilt. Besonders deutlich ist dies an den Fig. 2a und 2b zu sehen. Die letztere zeigt links mitten unter den pyknotischen Zellen eine Mitose. Weiter nach außen folgen dann gewöhnliche flache und noch weiter nach außen blasig aufgetriebene Zellen mit ins Cystocoel vorspringenden Buckeln. Vorn treten diese großen Zellen näher an die Medianebene heran als hinten. Was die Breite der Medullarrinne des Embryo mit zwei Urwirbeln, dem die beschriebenen Schnitte entnommen sind, betrifft, so läßt sich schon an den Flächenbildern der Tafel IV sehen, daß sie wesentlich anders beschaffen ist als früher. Im hinteren Bereiche, also in der Strecke zwischen Urwirbel- und

Primitivstreifenregion, ist sie noch breit, dagegen wird sie dort, wo sie noch bei den Embryonen mit einem Urwirbel am breitesten war, sehr schmal. Damit stimmen auch die Bilder der Fig. 2a—2c der Tafel VII überein. 2a trifft das hinterste Ende der Medullarrinne, wo sie noch ganz schmal ist, 2b zeigt sie von sehr ansehnlicher Breite, und in 2c ist sie so schmal wie ganz hinten.

Fig. 3, Tafel VII, zeigt uns einen Querschnitt durch einen Kaninchenembryo von 8 Tagen 12 Stunden, bei dem drei sowohl vorn als hinten scharf begrenzte Urwirbel vorhanden waren und überdies hinter dem dritten ein vierter in Bildung begriffen war. Der Schnitt geht wieder durch den ersten Urwirbel. Die Querschnittsebene entspricht also der der Fig. 2c und 1f auf Tafel VII und der der Fig. 5 und 4b der Tafel VI. Es ist interessant, die Entfernungen zwischen dem ersten Urwirbel bei den Embryonen, von denen diese Schnitte stammen, und dem Vorderende des Hensenschen Knotens miteinander zu vergleichen. Bei dem Embryo der Fig. 4b, der zwar noch keinen Urwirbel besaß, aber die Stelle, wo dieser demnächst zur Entwicklung hätte kommen müssen, schon deutlich erkennen ließ, war der Schnitt, der diese Stelle traf, der 31. vor dem Hensenschen Knoten; bei dem Embryo, bei dem der erste Urwirbel in Bildung begriffen war, und von dem der Schnitt der Fig. 5 der Tafel VI stammt, war der Schnitt, der die Urwirbelregion traf, der 38. vor dem Hensenschen Knoten; bei dem Embryo, dessen erster Urwirbel schon vorn und hinten scharf begrenzt war, und von dem der Schnitt der Fig. 1f, Tafel VII, stammt, war der erste Urwirbel 48 Schnitte weit vor dem Hensenschen Knoten gelegen; bei dem Embryo von zwei Urwirbeln war der durch den ersten Urwirbel gelegte Schnitt (Fig. 2c, Tafel VII) der 66. vor dem Hensenschen Knoten; endlich bei dem Embryo mit drei voll ausgebildeten Urwirbeln und einem vierten in Bildung ging ungefähr der 78.—80. Schnitt durch die Mitte des ersten Urwirbels. Der abgebildete Schnitt selbst trifft diesen Urwirbel an seinem Vorderende und ist der 88. vor dem Hensenschen Knoten. Die Entfernung des ersten Urwirbels vom Hensenschen Knoten nimmt also konstant zu. Übrigens bemerke ich, daß eine scharfe Scheidung zwischen Hensenschem Knoten und Primitivstreifen bei Embryonen mit drei Urwirbeln nicht existiert; eine solche bestand auch früher nur insofern, als die Primitivrinne gewöhnlich durch eine quere Brücke von der Hensenschen Grube getrennt war. Im Übrigen gehen natürlich die Primitiv-

falten unmittelbar nach vorn in den Hensenschen Knoten über. Da nun von jetzt an von einer Hensenschen Grube nichts mehr zu sehen ist und daher auch kein Unterschied zwischen Hensenschem Knoten und Primitivstreifen gemacht werden kann, so ist es wohl am einfachsten, von nun an nur mehr von Primitivstreifenregion zu sprechen, deren Vorderende ja auch früher stets der Hensensche Knoten angehört hat.

Was die Chordadarmplatte von Embryonen mit drei Urwirbeln betrifft, so bemerke ich folgendes: hinten, in geringer Entfernung von der Primitivstreifenregion, ist sie sehr breit und enthält im Querschnitt (bei einer Schnittdicke von 7,5 μ) 30—40 Zellen; dabei geht sie aber nach beiden Seiten so kontinuierlich in die flachen Zellen der dorsalen Darmwand über, daß eine Grenze zwischen beiden nicht angegeben werden kann. Es weist dies meiner Ansicht nach wieder darauf hin, daß von den beiden Darmplatten fortwährend Zellen lateralwärts abgegeben werden. — Die Medullarrinne ist hinten sehr breit und flach. Gegen die Urwirbelregion zu werden sowohl die Medullarrinne als die Chordadarmplatte schmäler, und man zählt alsbald nur mehr 16—20 Zellen oder nur wenig darüber auf ihrem Querschnitt. Dabei geht sie auch in dieser Höhe seitlich so allmählich in die dorsale Darmwand über, daß von einer Grenze zwischen beiden keine Rede sein kann. In der Urwirbelregion wird die Breite der Chordadarmplatte noch geringer, und auf dem abgebildeten Schnitte durch den ersten Urwirbel zähle ich, wie gesagt, nur etwa neun Zellen. Völlig hat sich aber die Platte ihrer Darmzellen noch nicht entledigt, mit anderen Worten, sie ist noch nicht reine Chordaplatte geworden, sondern diese wird rechts und links noch von zwei, wenn auch nur mehr sehr schmalen und von der eigentlichen Chordaplatte nicht abgrenzbaren Streifen eingefaßt, die die Bedeutung von Darmplattenresten haben. Die Medullarrinne senkt sich in der Urwirbelregion tiefer ein als hinter ihr. Vor der Urwirbelregion folgt dann die Herzregion mit den jetzt schon sehr schönen paarigen Herzanlagen. Unter der Medullarrinne liegt hier nur eine dünne Zellplatte, die sich kaum von der dorsalen Darmwand unterscheidet; sie geht auch in diese kontinuierlich über. Damit schließe ich die Beschreibung dieses Embryo.

Ich gehe nun gleich zu der Beschreibung der Querschnittsbilder eines Embryo mit 6—7 Urwirbeln über. Der Embryo war 8 Tage 22 Stunden alt und besaß sechs sowohl vorn als hinten scharf be-

grenzte Urwirbel und hinter diesen einen siebenten in Bildung. Aus der Serie habe ich in den Fig. 4a—4c, Tafel VII, drei Schnitte abgebildet. Der erste (4a) ist der 34. vor der Primitivstreifenregion und zugleich der 33. hinter dem letzten Urwirbel. Er geht also in der Mitte zwischen Urwirbel- und Primitivstreifenregion durch; der zweite (4b) geht durch den ersten Urwirbel, entspricht also der Lage nach den Schnitten der Fig. 3, 2c und 1f der Tafel VII und der Fig. 5 und 4b der Tafel VI. Der dritte geht vor der Urwirbelregion, in der Höhe der paarigen Herzanlage durch den Embryo; von letzterer ist allerdings, da nur die Mitte des Schnittes gezeichnet ist, nichts zu sehen. Vor allem muß ich bemerken, daß mir die Querschnittsbilder den Eindruck machen, als habe sich die Chordaplatte nunmehr aller Darmzellen entledigt, mit anderen Worten, es sei die Zellplatte unterhalb der Medullarrinne nunmehr reine Chordaplatte. Dafür spricht in erster Linie der Umstand, daß die Platte auffallend zellenarm ist und sich rechts und links sehr scharf gegen das Darmepithel absetzt. Dann aber scheint mir auch die Tatsache dafür zu sprechen, daß rechts und links von der medianen Zellplatte überall zahlreiche pyknotische Zellen zu sehen sind. Die Pyknose deute ich als Differenzierungszustand der Zellen der Darmplatten vor ihrem Übergang in wirkliche Darmepithelien oder, genauer gesagt, in Zellen von dem Charakter und den Eigenschaften von Darmepithelzellen. Was nun die drei Figuren aus dieser Serie betrifft, so fällt vor allem auf, daß die Chordaplatte von hinten nach vorn allmählich dünner wird, eine Eigentümlichkeit, die übrigens auch früher schon zu konstatieren war. Der Schnitt, welcher in der Mitte zwischen Primitivstreifen und Urwirbelregion durchgeht (Fig. 4a), zeigt die mächtigste Chordaplatte mit ungefähr elf Kernen; die Platte geht rechts und links in sehr scharfe Ränder aus, die aber nicht in die pyknotischen Zellen der Darmwand übergehen. Diese treten vielmehr von den Seiten her an die untere Fläche der Chordaplatte heran, so daß eigentümlicherweise ein Bild entsteht, das den Bildern in viel früheren Stadien in gewisser Hinsicht ähnlich sieht, aber eine ganz andere Bedeutung als dieses hat. Auf dem Schnitt durch den ersten Urwirbel (Fig. 4b) zeigt die Chordaplatte sieben Kerne; sie ist in allen Dimensionen kleiner als auf dem vorigen Schnitte. Ungefähr dieselbe Beschaffenheit zeigt die Chordaplatte auf den Querschnitten, welche seitlich die beiden Herzanlagen treffen (4c). — Verfolgt man die Serie von dem Schnitt der Fig. 4a

nach hinten, so sieht man den Chordaquerschnitt allmählich immer größer werden, bis er zu einem ovalen Knoten wird, der zunächst rechts und links mit dem Mesoderm und sodann im Primitivstreifengebiet mit der äußeren Zellschicht verschmilzt. Diese letztere dürfte jetzt wohl nur mehr geringen Anteil an der Bildung des Mesoderms nehmen und wahrscheinlich der Hauptsache nach aus ektodermalen Elementen bestehen. Vielleicht hat nur ein ganz schmaler medianer Streifen der äußeren Zellschicht des Primitivstreifens noch die Bedeutung eines mesodermalen Anlagenbezirkes. Jedenfalls darf man, solange die Verbindung der äußeren Zellschicht mit dem Mesoderm besteht, eine Beteiligung der ersteren an der Bildung des letzteren nicht in Abrede stellen. Verfolgt man umgekehrt vom Schnitt der Fig. 4c aus, der rechts und links die Herzanlagen trifft, die Serie nach vorn, so sieht man die Chordaplatte immer flacher werden. Eine Grenze zwischen ihr und dem Darmepithel ist bald nicht mehr vorhanden, und ihre Zellen, die ohne Unterbrechung in die Zellen des Darmepithels übergehen, stellen die flachsten Zellen der dorsalen Darmwand dar. Noch weiter vorn, von der Gegend der vorderen Darmpforte an, die jetzt, wo sich das Kopfende der Embryonalanlage schon nach abwärts gekrümmt hat, schon deutlich ausgebildet ist, ändert sich sehr rasch wieder das Bild. Das Epithel wird in der Mitte der ventralen Darmwand wieder viel dicker, dicker sogar, als es in der Höhe des ersten Urwirbels war, und schließlich geht es in die interepitheliale Zellplatte über, aus der nach rechts und links auch jetzt noch, wie übrigens auch später, das Mesoderm mächtig hervorsproßt. Hier bleibt also das Mesoderm weitaus am längsten mit der dorsalen Darmwand in genetischem Zusammenhang. Leider läßt sich von allen diesen Dingen, von denen sehr wenig bekannt ist, ohne zahlreiche Abbildungen keine gute, klare Beschreibung geben; von einer größeren Zahl von Abbildungen wollte ich aber absehen, da der Gegenstand nicht unmittelbar zum Thema der Abhandlung gehört. — Überblickt man nochmals das Verhalten der Chordaplatte in diesem Stadium, so kommt man, wie übrigens schon früher hinsichtlich der Chordadarmplatte, zu folgendem Schluß: die Chorda hat ein doppeltes Wachstum: erstens wird sie fortwährend von der Primitivstreifenregion aus neu gebildet, wobei natürlich die neugebildeten Zellen nach vorn geschoben werden, zweitens aber wächst sie auch durch Vermehrung ihrer eigenen Zellen; darauf weisen die, wenn auch nicht übermäßig zahlreichen, so doch

immerhin regelmäßig vorhandenen Mitosen innerhalb ihres Verlaufes hin.

Die folgenden drei Figuren (5a—5c) sind nach Querschnitten durch einen Embryo von 8 Tagen 12 Stunden gezeichnet. Der Embryo war relativ weit entwickelt und besaß bereits acht vorn und hinten scharf begrenzte Urwirbel. Die Chordaplatte zeigte überall das deutliche Bestreben, aus dem Verband der Darmwand herauszutreten. Es kann jetzt keinem Zweifel mehr unterliegen, daß sie sich schon aller Darmzellen entledigt hat. Dies geht schon aus der überaus scharfen und deutlichen Abgrenzung gegenüber der übrigen Darmwand hervor; aber auch die geringe Zahl ihrer Zellen muß in dem gleichen Sinne gedeutet werden. Von den drei Schnitten geht der erste (5a) durch das zwischen dem letzten Urwirbel und dem Primitivstreifen gelegene Gebiet hindurch. Er ist der 45. vor dem Primitivstreifen und ungefähr der 30. hinter dem letzten Urwirbel. Er entspricht also der Lage nach ziemlich genau dem der Fig. 4a des nächst jüngeren Embryo. Die Chordaplatte zeigt dementsprechend auch eine große Ähnlichkeit mit der dieses jüngeren Embryo. Wie diese geht auch sie seitlich in zwei scharfe Zipfel aus, und wie dort tritt auch hier das Darmepithel von unten her an die Chordaplatte haran. Die nächste Figur (5b) zeigt wieder einen Schnitt durch den ersten Urwirbel; der Lage nach entspricht also der Schnitt dem der Fig. 4b. Die Chordaplatte zeigt sich aber jetzt entschieden weiter differenziert. Sie ist schmal und relativ hoch und an ihrer unteren Fläche ausgehöhlt. Sie ist nur aus einer sehr geringen Zahl von Zellen (5—6) zusammengesetzt und zugleich sehr scharf gegen das Darmepithel abgegrenzt. Rechts und links sieht man in einiger Entfernung von ihr die zumeist spindelförmig ausgezogenen Zellen der Anlagen der Sklerotome. Zu dieser Zeit, also im Stadium von acht Urwirbeln, hat die ventrolaterale, der Aorta aufliegende Wand des auf dem Querschnitte ungefähr dreieckigen ersten Urwirbels, sowie dessen abgestumpfte ventromediale, gegen die Chordaplatte gerichtete Kante den epithelialen Charakter verloren, die Zellen sind in die Länge gewachsen und haben den Charakter embryonaler Bindegewebszellen angenommen. Der zweite Urwirbel zeigt diese Auflösung seiner epithelialen Wand noch nicht, wohl aber besitzt seine ventromediale Kante ein sehr lockeres Gefüge. Beim dritten Urwirbel und den folgenden ist der epitheliale Charakter der Wand noch durchaus gewahrt. Was die Chorda-

platte betrifft, so wird dieselbe innerhalb der Urwirbelregion und darüber hinaus nach hinten zu gegen den in Fig. 5a abgebildeten Schnitt allmählich breiter und relativ niedriger, bleibt aber stets gegen das Darmepithel sehr scharf abgegrenzt. Der Übergang von der schmalen Chordaplatte, wie sie die Fig. 5b zeigt, zu der breiten Chordaplatte der Fig. 5a erfolgt anfangs, am Vorderende der Urwirbelregion, ziemlich rasch, die weitere Veränderung geht dagegen nur sehr langsam vor sich. — Verfolgt man die Chordaplatte von der Gegend des ersten Urwirbels an nach vorn, so sieht man sie allmählich die Form annehmen, die sie auf dem Schnitt der Fig. 5c zeigt, der, wie gesagt, dicht hinter der vorderen Darmpforte durch den Embryo gelegt ist. Geht man in der Serie noch weiter nach vorn, so wiederholt sich zunächst durch längere Zeit noch das Bild der Fig. 5c; später aber kommt in der Mitte eine ziemlich dicke Platte, die von unten her tief eingefurcht ist.

Zum Schlusse teile ich noch drei Bilder aus einer Querschnittserie durch einen Embryo von 9 Tagen, der zwölf vorn und hinten scharf begrenzte Urwirbel besaß, mit. Der Schnitt der Fig. 6a trifft den Embryo dicht hinter dem letzten Urwirbel, und zwar noch in einer Gegend, welche im Begriffe steht, einen neuen, also 13. Urwirbel abzugliedern. Von dem Schnitte bis zur Primitivstreifenregion zähle ich an dieser Serie (alle erwähnten Serien sind gleich dick geschnitten) ungefähr 60 Schnitte; eine ganz genaue Zahl läßt sich nicht angeben. Der zweite Schnitt (Fig. 6b) trifft den ersten Urwirbel, entspricht also der Lage nach dem Schnitt der Fig. 5b. Der dritte, Fig. 6c, schneidet vor der Urwirbelregion durch und trifft die Mitte der noch sehr flachen Gehörgrube und das Herz. An allen diesen Schnitten ist die Chorda vollständig von der dorsalen Darmwand getrennt. An der Grenze zwischen der Urwirbelregion und dem Gebiet zwischen dieser und dem Primitivstreifen hat sie einen ungefähr kreisrunden Querschnitt; dabei stehen die Kerne sämtlich an der Peripherie; einer ist in Teilung begriffen. Mitosen trifft man überhaupt in der Chorda nicht selten, wenn auch durchaus nicht übermäßig häufig. An dem in Frage stehenden Embryo habe ich in der Urwirbelregion ungefähr vierzehn gezählt, die meisten davon in der hinteren Hälfte. Hinter der Urwirbelregion bis zum Anfang des Primitivstreifens, in einer Strecke, die kürzer ist als die Urwirbelregion, war die Zahl der Mitosen ungefähr ebenso groß. Die Zahl der Kerne des in Fig. 6a abgebildeten Schnittes beträgt acht; ein neunter ist nur angeschnitten.

Nach hinten zu, gegen den Primitivstreifen, wird der Chordaquerschnitt ein wenig, aber nicht sehr beträchtlich, größer und ändert auch die Form insofern, als er mehr queroval wird. Wie früher tritt er dann zunächst mit dem Mesoderm und zuletzt, also am weitesten hinten, mit dem Boden des Medullarrohres, das bereits im Verschluß begriffen ist und nur mehr einen sehr engen Schlitz zeigt, in Verbindung. Geht man in der Serie von dem in Fig. 6a abgebildeten Schnitte nach vorn, so sieht man den Chordaquerschnitt allmählich kleiner werden und zugleich erscheint er mehr und mehr von den Seiten her komprimiert, so daß er schließlich, wie auch auf dem in Fig. 6b abgebildeten Schnitte, eine senkrecht gestellte Platte darstellt. Diese besteht, wenn dies auch nicht auf jedem Schnitte deutlich ausgeprägt ist, aus zwei, an ihren Rändern miteinander verbundenen Lamellen und ist sehr zellenarm; gewöhnlich zählt man nur 5—6 Zellen auf dem Querschnitt. Diese Form behält der Chordaquerschnitt auch in der vor der Urwirbelregion folgenden Strecke bei, wie dies u. a. aus der Fig. 6c zu sehen ist, der aus einer Region genommen ist, der die noch sehr flache Gehörgrube und ventral das Herz trifft. Teilen wir den Kopf nach Hatschek in eine prootische und metaotische Strecke, so trifft der Schnitt genau die Grenze zwischen beiden. Gehen wir in der Serie noch weiter nach vorn, so finden wir, daß die Chorda im Wesentlichen denselben Charakter behält, den die Fig. 6c zeigt. Manchmal ist sie etwas breiter, ein andermal wieder schmäler, wieder ein andermal hat sie auf dem Querschnitt die Form eines Trapezes, dann kann es auch vorkommen, daß sie sich inniger an das Entoderm anlegt, so daß sie mit ihm zu verschmelzen scheint, aber im Großen und Ganzen lassen sich die Querschnittsbilder sämtlich dahin deuten, daß die Chorda die Form einer vertikal gestellten, zweischichtigen Platte angenommen hat. Diese Form leitet sich sehr einfach aus der Kreisform ab. Man braucht sich nur die Chorda der Fig. 6a etwas zellenärmer und zugleich von den beiden Seiten her komprimiert zu denken, so erhält man eine Chorda von dem Querschnitt der Fig. 6b und 6c. —

Damit schließe ich die Beschreibung meiner Beobachtungen. Ich könnte sie mit Leichtigkeit noch sehr viel weiter führen; wie gesagt, war der letzte Embryo genau 9 Tage alt; ich habe nun im Laufe von mehr als 30 Jahren Kaninchenembryonen in geschlossener Reihenfolge bis zum Ende des 15. Tages geschnitten und könnte über das Verhalten der Chorda dieser Embryonen eingehend berich-

ten. Aber für unsere Frage kommen die folgenden Stadien nicht mehr in Betracht. Bei dem Embryo von zwölf Urwirbeln ist die Chorda nahezu überall selbständig geworden; nur am allervordersten Ende, dort wo sich später die Chordakrücke (Rabl-Rückhard) bildet, besteht noch ein Zusammenhang mit dem Darmepithel. Hinten geht die Chorda, wie gesagt, in den Primitivstreifen über. Aber sonst ist die Chorda überall frei. —

Überblicken wir das Gesagte und suchen wir uns über die Ursachen der Vorgänge, die wir kennen gelernt haben, klar zu werden! Es dürfte kaum eine zweite Klasse oder Ordnung der Metazoen geben, die den Entwicklungsbedingungen in so merkwürdiger und zugleich in so vollkommener Weise angepaßt ist wie die placentalen Säugetiere. Diese Anpassung beginnt allem Anschein nach schon mit dem Durchschneiden der ersten Furche, indem durch diese die Substanzen der reifen, befruchteten Eizelle in zwei völlig differente Portionen geteilt werden: die eine von ihnen enthält, wie ich schon früher wahrscheinlich zu machen gesucht habe, bloß Substanzen, die zum Aufbau außerembryonaler, ektodermaler Organe, des Trophoblasts und seiner Derivate, bestimmt sind; die andere ist die Mutterzelle der sogenannten inneren Zellmasse oder des Furchungszellenrestes der Autoren (des Embryonalknotens). Von diesem trennt sich alsbald die untere Keimschicht (der Lecithophor oder das Paraderm) ab. Es ist durchaus wahrscheinlich, daß sich die Zellen, die diese Schicht liefern, schon sehr früh, vielleicht schon im Stadium, das van Beneden als Metagastrula bezeichnet hat, und an dessen Existenz wir nach den Untersuchungen Heapes am Maulwurf und Asshetons am Schaf nicht mehr zweifeln können, von den übrigen Zellen des Furchungszellenrestes sondern; vielleicht sind es dieselben Zellen, welche den sogenannten Blastoporus dieser Metagastrula verschließen. Die Zellen der unteren Keimschicht oder des Lecithophors haben sicher in erster Linie die Aufgabe, an dem Aufbau außerembryonaler Organe teilzunehmen; sie bilden vor Allem das Epithel des rudimentären Dottersackes oder der Vesicula umbilicalis. Inwieweit sie an dem Aufbau embryonaler Organe beteiligt sind, vor Allem, ob und inwieweit sie die ventrale Darmwand bilden helfen, ist eine Frage, die schon früher erörtert wurde.

Aber auch die übrigen Zellen des Embryonalknotens erfahren wahrscheinlich schon frühzeitig eine weitgehende Differenzierung. Dafür spricht vor allem die Analogie mit denjenigen Wirbellosen, bei

denen die Zellenzahl im Stadium der Blastula oder den unmittelbar vorhergehenden oder nachfolgenden Stadien eine sehr geringe ist. Denn zweifellos ist die Zahl der eigentlichen Embryonalzellen und also auch die Zahl der Zellen des Furchungszellenrestes nach Abzug jener der unteren Keimschicht bei den Säugetieren nur eine sehr geringe. Ich brauche nur an die Beobachtungen van Benedens am Kaninchen, van Benedens und Julins an der Fledermaus, Heapes am Maulwurf, Keibels am Reh und vor allem Asshetons und Weysses am Schwein zu erinnern. Assheton fand, daß beim Schwein schon im Vierzellenstadium die Zellen von verschiedener Größe sind, und daß, was von besonderem Interesse ist, von diesen Zellen je zwei dieselbe Größe besitzen. Es spricht dies für eine gleiche prospektive Bedeutung je zweier der vier Zellen und stimmt zugleich mit den früher ausgesprochenen Vermutungen überein: vielleicht sind je zwei gleich große Zellen Trophoblastzellen, die beiden anderen aber Embryonalzellen oder Stammzellen (wenn ich diese Ausdrücke, die allerdings nicht ganz passen, gebrauchen darf). Sodann beschrieb Assheton ein Fünfzellenstadium, in welchem eine Zelle von auffallender Größe und eine zweite von auffallender Kleinheit sein soll; die übrigen drei sollen ungefähr gleich groß sein. Die Zahl der Zellen der inneren Zellmasse nach Abzug des Lecithophors soll sogar noch nach dem Auftreten der ersten Spur des Cystocoels — der Höhle der Blastocyste — zunächst noch eine sehr geringe sein; Assheton erwähnt ein Stadium mit nur sechs solcher Zellen! Freilich dürfen wir nicht annehmen, daß schon in so jungen Säugetierkeimen, deren innere Zellmasse nur aus sechs Zellen besteht, eine vollständige Sonderung der Anlagen der Organbezirke, wie sie eine wohlentwickelte Area charakterisiert, eingetreten sei. Vielleicht würde selbst die doppelte Zahl von Zellen für eine solche Sonderung nicht ausreichen. Es wird wohl ein bestimmtes Minimum der Zellenzahl angenommen werden müssen, unter das ein Keim nicht herabgehen kann, wenn eine bestimmte Zahl von Anlagenbezirken in ihm vertreten sein soll. Dies lehrt uns schon die Entwicklung solcher Wirbellosen, deren Blastula nur aus einer sehr geringen Zahl von Zellen besteht, und bei denen zuweilen ein Anlagenbezirk nur durch eine einzige Zelle vertreten wird. Ich erinnere nur an die früher besprochene Entwicklung der Nematoden (Ascaris), Daphniden (Moina), Gastropoden (Planorbis, Physa), Lamellibranchier (Dreissensia) usw. usw. Angesichts solcher Erwägungen drängt sich uns von selbst die Frage

auf, welches Entwicklungsstadium eines placentalen Säugetieres mit der Blastula eines Amphioxus oder einer Cynthia, oder mit der Blastula eines wirbellosen Coelomaten verglichen werden darf. Die Beantwortung dieser Frage wird gerade durch den früher erwähnten Umstand erschwert, daß ein großer Teil der Zellen des Keimes mit mit Aufbau des Embryo und seiner Organe nichts zu tun hat, sondern lediglich dazu dient, außerembryonale Organe zu bilden. Dahin gehören vor allem der Trophoblast und die untere Keimschicht oder der Lecithophor. Während nun aber der Trophoblast die Bedeutung eines außerembryonalen Ektoderms besitzt, und der Lecithophor, wenn auch vielleicht nicht ganz, so doch jedenfalls zum größten Teil ein außerembryonales Entoderm repräsentiert, bleibt das außerembryonale Mesoderm mit der Zellplatte, die van Beneden als Blastophor und ich als Embryoblast bezeichnet haben, dauernd in Verbindung[1]). Es ist aber von Interesse, daß derjenige Teil der Mesodermanlage, der die außerembryonalen Organe (Dottersack, Amnion, Chorion, Allantois und Placenta) bilden hilft, viel früher selbständig wird als derjenige, der zum Aufbau der Organe des Embryo verwendet wird. So wird es verständlich, daß zuerst von der Sichel und dem Sichelknoten, dann von der hinteren Hälfte des Primitivstreifens und erst ganz zuletzt vom Hensenschen Knoten und der vorderen Hälfte des Primitivstreifens Mesodermzellen in die Tiefe wuchern. Zuerst wird eben das außerembryonale Mesoderm frei und das embryonale folgt erst diesem nach. Die Entwicklung der placentalen Säugetiere lehrt uns also, wie früh die Anlagen der außerembryonalen Organe gebildet werden. Dadurch aber, daß das Anlagenmaterial des außerembryonalen Mesoderms mit dem Embryoblast in Verbindung bleibt, während das außerembryonale Ektoderm als Trophoblast und das außerembryonale Entoderm als Lecithophor schon frühzeitig selbständig werden, erklärt es sich, daß der Anlagenbezirk des Mesoderms bei allen Amnioten — vor allem aber wegen der Bildung der Placenta bei den Säugetieren — so groß ist, während der Anlagenbezirk des embryonalen Entoderms, da sich das außerembryonale Entoderm schon frei gemacht hat, nur ein so kleines Feld der Area embryonalis in Anspruch nimmt. Ich habe nun versucht,

[1]) Ich ziehe den Ausdruck Embryoblast, wenngleich er auch den Begriff, den er ausdrücken soll, nicht ganz deckt, dem Ausdruck Blastophor vor; der erstere bedeutet Embryobildner oder Embryokeim, der letztere Keimträger.

in die nebenstehenden Skizzen, welche Medianschnitte durch junge Keime eines placentalen Säugetieres darstellen sollen, die Anlagenbezirke einzutragen. Die erste Skizze (Fig. 11 a) soll eine van Benedensche Metagastrula darstellen; sie stimmt nicht bloß mit den

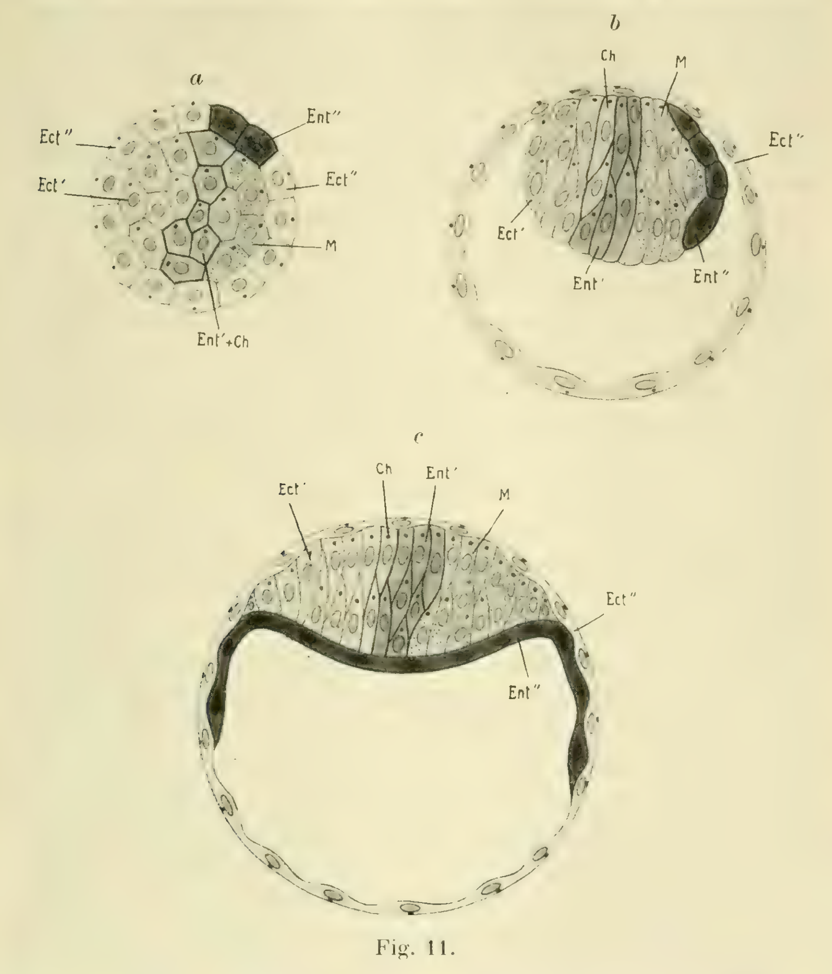


Fig. 11.

Zeichnungen van Benedens, sondern auch mit denen Heapes und Asshetons überein. Mit Ect″ ist die Zellschicht bezeichnet, die van Beneden ursprünglich für das Ektoderm seiner Metagastrula, also für das ganze Ektoderm des Keimes gehalten hat. Daß diese Schicht eine Bedeutung besitzt, die von der der übrigen Zellen des Keimes verschieden ist, beweist schon der Umstand, daß,

wie aus den Zeichnungen van Benedens und Heapes mit Sicherheit hervorgeht, ihre Zellen sehr viel heller sind als diese. So auffallende morphologische Unterschiede weisen immer und ausnahmslos auch auf physiologische und genetische Unterschiede hin. Ich halte diese Schicht für die Anlage des Trophoblasts oder des außerembryonalen Ektoderms. Das Material, aus dem sie entstanden ist, hat sich nach dem früher Gesagten schon im Zweizellenstadium von den übrigen organbildenden Substanzen des Keimes getrennt. Die Anlage des Trophoblasts besitzt an einer Stelle eine Lücke, und diese Lücke wird von Zellen ausgefüllt, die nach den übereinstimmenden Angaben van Benedens und Heapes viel dunkler sind als die übrigen Zellen des Oberflächenepithels (Ent″). Dies weist wiederum auf eine verschiedene physiologische und genetische Bedeutung derselben hin. Aus verschiedenen Gründen halte ich es für nicht unwahrscheinlich, daß wir in ihnen die Anlage des Lecithophors zu erblicken haben. Dafür spricht fürs erste der erwähnte Umstand, daß sie dunkler sind als die Trophoblastzellen (es wäre übrigens von Wichtigkeit, bei künftigen Untersuchungen darauf zu achten, wie sie im frischen Zustand aussehen und ob und welche Unterschiede zwischen ihnen und dem vom Trophoblast umschlossenen Zellen bestehen). Fürs zweite spricht ihre Lage dafür. Man vgl. nur die Fig. 11a, mit den Fig. 8 und 13 der Tafel II, von denen die erste nach Conklin eine Blastula von Cynthia, die zweite eine solche eines Axolotls nach Brachet in der gleichen Orientierung zeigen. Wer nun die Fig. 7 und 11 der Tafel IV in der berühmten Arbeit van Benedens über die Entwicklung des Kaninchens aus dem Jahre 1880, die zweifellos sehr naturgetreu sind, aufmerksam betrachtet, wird zu dem Schlusse kommen, daß man der sogenannten Metagastrula eines Kaninchens unmöglich eine andere Orientierung geben kann, als ich sie ihr gegeben habe, eine Orientierung, die auch derjenigen van Benedens in Fig. 1 und 3, Tafel IV der zitierten Arbeit, entspricht. Daraus folgt zugleich der Schluß, daß der sogenannte Blastoporus der Metagastrula der künftigen Rückenregion entspricht. Was nun die übrigen Zellen des Keimes, die von den Zellen des Trophoblasts und des Lecithophors umschlossen sind, betrifft, so schließe ich aus den oben angeführten Gründen, daß auch sie nicht mehr einerlei Bedeutung besitzen, sondern daß sie sich bereits nach bestimmten Richtungen differenziert haben. Mit Ect′ habe ich die Zellen des embryonalen Ektoderms, die später die Epidermis mit ihren Deri-

vaten und das Nervensystem liefern, bezeichnet, mit Ent′ + Ch eine Zellmasse, die die Stammzellen des embryonalen Entoderms und der Chorda hervorgehen läßt, und mit M die Stammzellen des Mesoderms, wobei ich keinen Unterschied gemacht habe zwischen den Zellen des embryonalen und des außerembryonalen Mesoderms. Alle diese Zellen zusammen bilden den Embryoblast. Wenn überhaupt die Zellen des Embryoblasts eine Differenzierung aufweisen, so müssen sie, wie auch wieder die zellenarmen Keime Wirbelloser und unter den Chordoniern die Keime der Ascidien lehren, auch eine bestimmte Lage und Orientierung besitzen. Sie können unmöglich bunt durcheinander gewürfelt sein, können auch nicht eine Lage haben, die derjenigen, die die Anlagen der Organbezirke später aufweisen, geradezu entgegengesetzt ist. Das ektodermale Ende des Keimes wird also nach vorn, das mesodermale nach hinten gerichtet sein.

Die nächste Skizze (Fig. 11b) zeigt uns einen Medianschnitt durch einen viel älteren Keim; der sogenannte van Benedensche Blastoporus ist geschlossen, die Zellen, die ihn verstopften, und in denen ich die erste Anlage des Lecithophors vermute, sind in die Tiefe gerückt und haben, indem sie sich zugleich vermehrten, begonnen, sich von hinten her an die Unterfläche des Embryoblasts vorzuschieben. Sie stellen mit diesem zusammen den Embryonalknoten oder die innere Zellmasse, den Furchungszellenrest der Autoren, dar. Innerhalb dieses Furchungszellenrestes folgen von vorn nach hinten aufeinander: der Anlagenbezirk des Ektoderms (Ect′), der sich, wie gesagt, später noch weiter differenziert, sodann der Anlagenbezirk der Chorda (Ch), der nur einen sehr geringen Raum in Anspruch nimmt, ferner der Anlagenbezirk des embryonalen Entoderms (Ent′), auf welchen der relativ mächtige Anlagenbezirk des Mesoderms (M) folgt; ganz zum Schluß folgt dann noch der Anlagenbezirk des (der Hauptsache nach) außerembryonalen Entoderms oder des Lecithophors, der eben erst im Begriffe steht, in die definitive Lage einzutreten. An einer Stelle der Blastocyste liegt die innere Zellmasse oder der Furchungszellenrest innig dem Trophoblast an. Sonst ist überall zwischen beiden eine große Höhle aufgetreten, die gewöhnlich fälschlich als Blastocoel bezeichnet und mit der Furchungshöhle der Wirbellosen und der Anamnier verglichen wird, obwohl sie mit dieser nicht das Geringste zu tun hat. Ich habe für sie schon bei der früheren Beschreibung den Ausdruck Cysto-

coel gebraucht und damit die Möglichkeit einer Verwechselung mit der Furchungshöhle oder dem Blastocoel vermieden. Wie diese Höhle entsteht, wissen wir nicht; die Ansichten darüber sind geteilt. Es wurde früher erwähnt, daß nach van Beneden innerhalb der Zellen der inneren Zellmasse mit Flüssigkeit gefüllte Vakuolen auftreten, die später miteinander verschmelzen. Das Cystocoel würde also aus der Konfluenz intracellular aufgetretener Vakuolen entstehen. Ich halte diese Ansicht nicht für wahrscheinlich, glaube vielmehr, daß die Flüssigkeit als ein Transsudat aufzufassen sei, das von den Zellen der inneren Zellmasse und vielleicht auch von denen des Trophoblasts ausgeschieden wird.

Noch weiter entwickelt ist der Keim, von dem ein Medianschnitt in Fig. 11c abgebildet ist. Der Embryoblast hat sich flächenhaft ausgebreitet und ist dabei überall mit dem Trophoblast in inniger Berührung geblieben. Er wird also an der Oberfläche von einer einfachen Lage flacher Zellen, der Rauberschen Deckschicht, überzogen. Die Anlagenbezirke sind dieselben wie früher: embryonales Ektoderm (Ect′), Chorda (Ch), embryonales Entoderm (Ent′) und Mesoderm (M). Unter einem anderen Bild als früher erscheint uns der Lecithophor oder das außerembryonale Entoderm (Ent″). Es überzieht jetzt nicht bloß die ganze, dem Cystocoel zugewendete Fläche des Embryoblasts, sondern hat bereits begonnen, sich darüber hinaus an der Innenfläche des Trophoblasts auszubreiten. Ich bemerke übrigens, daß im Verhältnis zur geringen Größe der Blase der Lecithophor zu weit ausgebreitet ist, und daß der Embryoblast relativ zu dick sein dürfte. Aber auf solche Details kommt es bei einer derartigen Darstellung nicht an.

Ich habe in die Zellen der drei Skizzen auch die Centrosomen eingetragen, um dadurch die Stellung der Hauptachse der Zellen zu markieren. Bekanntlich hat M. Heidenhain gefunden, das das Centrosoma oder, an Stelle eines solchen, das Diplosoma (Zimmermann) in Epithelzellen in der Nähe der freien Seite liegt; die entgegengesetzte Seite ist also die basale. Nach meinen früheren Auseinandersetzungen haben wir nun die Hauptachse einer Epithelzelle (und auch eines jeden Abkömmlings einer solchen) von der Mitte der freien zur Mitte der basalen Seite zu ziehen. Die Hauptachse verbindet also die Mittelpunkte zweier Regionen der Zelle miteinander. Nun betrachten wir zunächst die Zellen der Fig. 11a. Die Zellen des Trophoblasts kehren ihre freie Seite durchwegs nach

außen, wie es ja bei Epithelzellen dieser Art nicht anders zu erwarten ist. Die den van Benedenschen Blastoporus verstopfenden Mutterzellen des Lecithophors (Ent″) sind wohl zweifellos gleichfalls echte Epithelzellen und kehren als solche auch ihre freie Seite nach außen. An ihrem freien Ende, also nach außen vom Zellkern, liegt demnach in ihnen das Centrosoma. Was nun die vom Trophoblast und den Mutterzellen des Lecithophors umschlossene Zellmasse, mit anderen Worten den künftigen Embryoblast, betrifft, so dürften ihre Zellen wahrscheinlich durchwegs ihre freie Seite nach einer und derselben Richtung kehren. Jedenfalls kehren sie sie später, wenn ihr epithelialer Charakter rein und unzweifelhaft zum Ausdruck kommt, also in der Area embryonalis, durchwegs nach außen. Ihre basale Seite ist also dann dem Lecithophor zugewendet (Fig. 11 c). Schwierigkeiten bieten bloß die Zellen des Lecithophors. Was ist jetzt an diesen freie, was basale Seite? Ich habe versucht, an den drei Skizzen die Lageveränderungen der Zellen des Lecithophors zur Anschauung zu bringen. In der Metagastrula steht die Achse der Zellen senkrecht auf der äußeren Oberfläche. Später, nach dem Verschluß des Blastoporus van Benedens, drehen sich die Zellen, um die untere Fläche des Embryoblasts zu erreichen, und die Zellachsen stellen sich infolgedessen schief (Fig. 11b). Noch später, nachdem sie einen Überzug über die untere Fläche des Embryoblasts gebildet haben, stellt sich die Achse senkrecht gegen diesen und über den Embryoblast hinaus senkrecht gegen die untere Fläche des Trophoblasts. Die Zellen des Lecithophors kehren also jetzt sämtlich ihre freie Seite dem Cystocoel zu. Eine andere Stellung ist auch in Anbetracht der späteren, mit der Einverleibung des Kopffortsatzes verbundenen Vorgänge ganz undenkbar. Es können unmöglich die Zellen der Chordadarmplatte ihre freie Seite dem Cystocoel zukehren, die Zellen des Lecithophors aber, mit denen jene in unmittelbare Verbindung treten, ihre basale. Nur, wer promorphologische Betrachtungen ausschließlich nur für Individuen zweiter und dritter, nicht auch für solche erster Ordnung gelten läßt, kann solchen Erörterungen den Wert absprechen.

Die vorigen Betrachtungen führen uns zu dem Versuche, in eine Oberflächenansicht einer Area eines placentalen Säugetieres die Anlagenbezirke einzutragen. Dies ist in der Textfig. 12 geschehen. Die Area entspricht ungefähr dem Stadium, das auf Tafel III, Fig. 10 oder 11 abgebildet ist. Sie besteht außer dem, hie und da noch von

Deckzellen überlagerten Embryoblast noch aus dem innerhalb des Bereiches der Area gelegenen Lecithophor. Die eingetragenen Anlagebezirke betreffen bloß den Embryoblast. Die Anteilnahme des Lecithophors an dem Aufbau des embryonalen Darmes bleibt hier außer Betracht. Ebenso lasse ich die Frage bei Seite, was mit den Rauberschen Deckzellen geschieht. Ich habe früher erwähnt, daß van Beneden, nachdem er die Ansicht, daß die Deckschicht das eigentliche embryonale Ektoderm sei, aufgegeben hatte, eine Zeitlang glaubte, daß sich ihre Zellen zwischen die übrigen Zellen des Embryoblasts (seines Blastophors) einordnen, daß er aber in seinen letzten Arbeiten diese Ansicht nicht mehr erwähnte, sondern sich derjenigen Köllikers anschloß, nach welcher die Zellen völlig verschwinden.

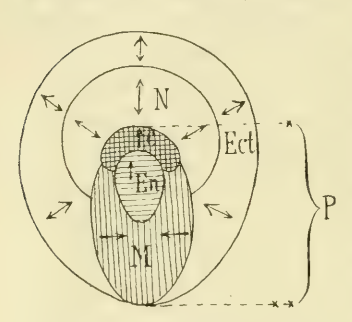


Fig. 12. Anlagenbezirke eines plazentalen Säugetieres.

Assheton glaubte gefunden zu haben, daß sich beim Kaninchen die Reste der Rauberschen Schicht zwischen die Zellen des Ektoderms einordnen, daß dagegen beim Schwein die meisten, wenn nicht alle Deckzellen zugrunde gehen. Ähnliches wurde von Duval für Vespertilio und von Hubrecht für Tupaja angegeben; dagegen sollen beim Maulwurf nach Heape und bei Sorex nach Hubrecht die Rauberschen Zellen „mit dem formativen Schildepiblast" verschmelzen. Daß die Rauberschen Zellen nicht das eine Mal dieses, das andere Mal jenes Schicksal haben können, halte ich für selbstverständlich; auch erscheint es mir im höchsten Grade unwahrscheinlich, daß sie irgend einen — und wäre es auch nur den geringsten — Anteil am Aufbau des Embryo nehmen.

Meine Mitteilungen über die Anlagenbezirke einer Area eines placentalen Säugetieres beziehen sich also lediglich auf den Embryoblast. Ich habe mit Ect den Anlagenbezirk der Epidermis und ihrer Derivate und mit N den Anlagenbezirk des Nervensystems bezeichnet. Die Pfeile bedeuten die Wachstumsrichtung der betreffenden Bezirke. Mit C ist der Anlagenbezirk der Chorda, mit En der kleine Anlagenbezirk des dorsalen, embryonalen Entoderms (und vielleicht auch ein Teil des ventralen) und mit M der Anlagenbezirk des Mesoderms bezeichnet. Die Wachstumsrichtung von C und En kehrt sich nach vorn; mit anderen Worten: diese beiden Anlagen-

bezirke bilden den nach vorn wachsenden Kopffortsatz, der aus einer dorsalen und ventralen Platte besteht; jene haben wir als Chordaplatte, diese als Darmplatte bezeichnet. Mit beiden zusammen wächst auch das sie flankierende Mesoderm nach vorn, das in Form zweier Flügel die Anlage des gastralen Mesoderms bildet. Während das Wachstum dieses vorderen Mesodermabschnittes, der das gastrale Mesoderm liefert, im Wesentlichen zunächst nach vorn gerichtet ist, ist das der größeren hinteren Hälfte von der Seite nach der Medianebene zu gerichtet. In einzelnen Fällen kommt dies sogar, wie wir gesehen haben, im Oberflächenbild durch eine eigentümliche Querstreifung des Primitivstreifengebietes zum Ausdruck (vgl. Tafel IV, Fig. 8), indem sich die Zellen des Mesodermbezirkes des Embryoblasts in quergestellte Reihen ordnen; sie werden allmählich gegen die Medianlinie vorgeschoben und treten hier in die Tiefe; ist das Wachstum ein besonders lebhaftes, so kommt es zur Bildung einer in der Medianlinie verlaufenden Rinne, die von mehr oder weniger hohen Rändern, den Primitivfalten, begrenzt sein kann. Die Rinne selbst ist die Primitivrinne. Das von * bis ** (Fig. 12) reichende Gebiet der Area ist das Urmundgebiet (P). Innerhalb desselben haben die Anlagenbezirke genau dieselbe gegenseitige Lage wie bei den Sauropsiden, Anamniern, dem Amphioxus und den Ascidien (Cynthia).

In dem der Skizze zugrunde liegenden Stadium ist noch keine Sichel vorhanden und ebensowenig eine Sichelrinne. Eine Sichel tritt erst auf, wenn die Area noch etwas mehr in die Länge gewachsen ist und ihr Mesodermbezirk am hinteren Rand zu wuchern begonnen hat. Ist diese Wucherung besonders lebhaft, so wird der betreffende Teil des Mesodermbezirkes in Form einer der Sichel entsprechenden Rinne, eben der Sichelrinne, in die Tiefe gezogen. Ist die Wucherung dagegen weniger lebhaft oder, wie wir uns auch ausdrücken können, verläuft das Wachstum der Area und damit zugleich wohl das der ganzen Blastocyste etwas weniger rasch, so kommt es zwar zur Bildung einer Sichel, aber nicht zu der einer Sichelrinne. Von der Sichel und Sichelrinne wird, wie schon früher erwähnt, ausschließlich außerembryonales Mesoderm gebildet; dieses entsteht also früher als das embryonale. Mit dem Längenwachstum der Area und der damit einhergehenden Entstehung der Pars triangularis wird nicht bloß in der Mitte der Sichel ein Sichel- oder Endknoten gebildet, sondern es wächst zugleich von diesem die hintere Hälfte des Primitivstreifens nach vorn. Die Bildung

des Primitivstreifens ist gleichfalls der Ausdruck einer Wucherung des Mesodermbezirkes. Interessant ist dabei, daß, geradeso, wie zuerst eine Sichel und dann erst eventuell auf ihr eine Sichelrinne entsteht, sich zuerst ein Primitivstreifen und dann erst auf ihm eine Primitivrinne mit den begrenzenden Primitivfalten bildet. Wir haben gesehen, daß bis zum Stadium der Fig. 26, Tafel III, also bis lange nach der Bildung der vorderen Hälfte des Primitivstreifens und des Hensenschen Knotens, noch keine Spur einer Primitivrinne und einer Hensenschen Grube vorhanden ist. Eine Primitivrinne entsteht erst, wenn die Pars triangularis der Area und damit der Primitivstreifen eine gewisse Länge erreicht haben. Geradeso aber, wie die Bildung der Sichelrinne ausbleiben kann, kann dies auch mit der Primitivrinne geschehen. Sie kann unter Umständen nur über die Hälfte des Primitivstreifens reichen; ist sie, wie gewöhnlich, kürzer als der Primitivstreifen, so fehlt ihr Hinterende, während sie vorn eine beträchtliche Tiefe erreichen kann. Selten dagegen kommt es vor, daß, wie bei der Area der Fig. 28, Tafel III, die Primitivrinne in zwei völlig voneinander getrennte Hälften geteilt ist. Wie die Sichelrinne, ist also auch die viel wichtigere und konstantere Primitivrinne die Folge bestimmter Wachstumsverschiebungen innerhalb des Mesodermbezirkes. Die Zellen schieben sich von der lateralen Seite her gegen die Medianlinie vor und wenden sich von da in die Tiefe. Rechts und links von der Mittellinie entstehen die Primitivfalten als Stauungsfalten, und zwischen ihnen senkt sich der Mesodermbezirk ein. Die Primitivfalten sind dort am höchsten, wo das Wachstum des Mesodermbezirkes und die Verschiebung seiner Zellen von der lateralen Seite her am lebhaftesten, also die Stauung am größten ist. Wenn dann endlich das kleine Feld am Vorderende des Urmundgebietes, das den Anlagenbezirk der Chorda und des embryonalen Entoderms umfaßt, zu wuchern beginnt, so entsteht zunächst gleichfalls wieder als Zeichen dieser Wucherung und der damit einhergehenden Stauung eine knopfförmige Verdickung: der Hensensche Knoten. Nimmt das Wachstum noch mehr zu, so entsteht auf dem Knoten eine Grube, die Hensensche Grube, und von hier wenden sich die eingesenkten Zellmassen als Kopffortsatz nach vorn. So haben wir also, wie die obenstehende Figur (Textfig. 13) zeigt, im Urmundgebiet drei

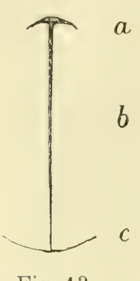


Fig. 13.

Einsenkungen zu unterscheiden: die Sichelrinne (c), die Primitivrinne (b) und die Hensensche Grube (a). Über das Verhältnis der Sichelrinne zur Primitivrinne besitze ich keine ausgedehnteren Erfahrungen; es erscheint mir aber keineswegs unwahrscheinlich, daß beide miteinander in Verbindung stehen oder wenigstens in Verbindung stehen können. Was das Verhältnis der Primitivrinne zur Hensenschen Grube betrifft, so habe ich schon im beschreibenden Teil erwähnt, daß beide voneinander gewöhnlich oder doch sehr häufig durch eine schmälere oder breitere Brücke getrennt sind. Sie sind also bis zu einem gewissen Grade unabhängig voneinander.

Wie wir gesehen haben, entsteht der Hensensche Knoten etwas hinter der Mitte der Pars circularis der Area; später wächst der Primitivstreifen in die Länge, und in demselben Maße vergrößert sich auch die Pars triangularis. Hat der Primitivstreifen die größte Länge erreicht, so nimmt das Urmundgebiet ungefähr zwei Drittel der Länge der Area ein. Wenn aber auch das Urmundgebiet rasch an Länge zunimmt, so nimmt es doch, wenigstens relativ, an Breite ab. Würde man beispielsweise in die Area der Fig. 1, Tafel IV, die Anlagenbezirke einzeichnen, so müßte das Urmundgebiet schmäler sein, als es in der Textfig. 12 gezeichnet ist. Denn dann ist nicht nur schon längst ein Kopffortsatz gebildet, sondern es ist auch schon viel Mesoderm von der Seite nach der Mitte gerückt, um sich hier in die Tiefe zu senken. Freilich findet gleichzeitig auch eine Vermehrung der Zellen des Mesodermbezirkes statt. Später verkürzt sich, wie wir gesehen haben, die Primitivstreifenregion mehr und mehr und, wenn einmal zwei oder mehr Urwirbel gebildet sind, ist auch nichts mehr von einer Primitivrinne zu sehen.

Wie gesagt, besteht der Kopffortsatz aus den Anlagen der Chorda und des dorsalen embryonalen Entoderms. Diese waren innerhalb des Urmundgebietes so gelegen, daß nach der Einstülpung der beiden Anlagenbezirke die Chordaanlage dorsal von der Darmanlage zu liegen kommen mußte. Das im Urmundgebiet des Embryoblasts aufs Entodermfeld in der Mitte folgende Mesoderm wird wohl sicher bei der Bildung des Kopffortsatzes nicht mit eingestülpt; sonst müßte ein Medianschnitt durch die Area wesentlich anders aussehen, als dies tatsächlich der Fall ist. Dagegen wird das Mesoderm, das rechts und links neben dem Entodermfeld und den lateralen Enden der Chordaanlage gelegen ist, sicher mit eingestülpt. Die Folge davon ist, daß, wie gesagt, vom Kopffortsatz nach beiden Seiten die

Mesodermflügel ausgehen und ungefähr soweit nach vorn reichen, als jener selbst reicht.

Der Bau des Kopffortsatzes ist bisher nur von van Beneden und mir genauer untersucht worden; freilich hatten wie durch unsere Untersuchungen, wie die vorliegende Abhandlung lehrt, den Gegenstand durchaus nicht erschöpft. Auch das weitere Schicksal des Kopffortsatzes haben wir nur insofern verfolgt, daß wir mit Sicherheit sagen durften, er könne unmöglich lediglich die Anlage der Chorda sein; wir schlossen aus unseren Beobachtungen, daß in ihm die Anlage der Chorda und des embryonalen Entoderms enthalten sei, ein Schluß, der, wenn er auch nicht streng bewiesen werden konnte, doch, wie meine jetzigen Untersuchungen lehren, absolut richtig war. Keibel und Hubrecht haben dagegen weder den Bau, noch das Schicksal des Kopffortsatzes auch nur mit einiger Sorgfalt und Vollständigkeit untersucht. Sie haben nur Behauptung auf Behauptung getürmt und auf diese Weise eine Theorie aufgebaut, die schon, wie ich früher gezeigt habe, vor 25 Jahren den Beobachtungen, die van Beneden und ich mitgeteilt hatten, nicht Stand halten konnte. Freilich hat die Kritiklosigkeit der späteren Forscher gegen diese Theorie nicht aufzukommen vermocht. Van Beneden und ich haben dazu ganz oder fast ganz geschwiegen; um so lauter aber haben Keibel und vor Allem Hubrecht ihre Theorie immer wieder aufs neue in die Welt hinausposaunt.

Ich will nun ihre Theorie auf Grund meiner neuen Beobachtungen einer kurzen abermaligen Kritik unterziehen. Es ist klar, daß die Zellmasse, die man in früheren Entwicklungsstadien in der Mitte eines Querschnittes vor dem Hensenschen Knoten direkt unterhalb der Rückenrinne antrifft, in irgend einer genetischen Beziehung zu den Bildungen stehen muß, die man in etwas späteren Stadien eben daselbst vorfindet. So kann es wohl nicht zweifelhaft sein, daß die Zellmasse, die wir unterhalb der noch sehr flachen Rückenrinne der Fig. 3d—3f der Tafel VI in verschiedenen Querebenen des Embryo sehen, in genetischer Beziehung zu der Zellplatte steht, die uns in den Fig. 4a und 4b und 5 derselben Tafel entgegentritt. Es ist ganz ausgeschlossen, daß die Zellplatten der Fig. 4 und 5 etwas ganz und gar anderes sein sollen als die Zellmasse der Fig. 3d—3f. Jene müssen aus diesen in irgend einer Weise hervorgegangen sein. Die Fig. 3d zeigt uns noch das Querschnittsbild eines sehr schönen, durchaus typischen Kopffortsatzes, geradeso wie die Fig. 3c, die denselben Fortsatz, nur etwas weiter hinten, zeigt. Die Schnitte 3e und

3f zeigen den Kopffortsatz etwas weiter vorn, und ein Medianschnitt läßt nicht den geringsten Zweifel darüber zu, daß die Zellmassen oder Zellplatten, die die Fig. 3e oder 3f zeigen, die Fortsetzung der Zellmasse sind, die wir in den Fig. 3d und 3c im Querschnittsbild vor uns sehen. Nun stellt die Fig. 4b, wie wir gesehen haben, einen Querschnitt durch einen Embryo dar, der noch vor der Urwirbelbildung steht; der Schnitt trifft aber den Embryo genau dort, wo bald darauf der erste Urwirbel erscheint. Er ist der 31. vor dem Hensenschen Knoten. Daß er wirklich die Querschnittsebene der Area trifft, in welcher später der erste Urwirbel in die Erscheinung tritt, ist daraus zu entnehmen, daß dieser stets seitlich vom breitesten und hellsten Teil der Medullarrinne gelegen ist. Dies ist bei dem abgebildeten Schnitte der Fall, und wir dürfen daher mit aller Bestimmtheit sagen, daß er diejenige Region des Embryo trifft, in der später der erste Urwirbel auftritt. Ich habe nun den ersten Urwirbel als fixen Punkt angenommen und glaube diese Annahme damit rechtfertigen zu können, daß vor ihm kein vorn und hinten scharf begrenzter Urwirbel zur Entwicklung kommt. Das auf ihn nach vorn zu folgende unsegmentierte Mesoderm der Rücken- oder Stammzone grenzt sich zwar nach hinten ganz nach Art eines Urwirbels ab und nimmt auch an der dorsalen und medialen Seite Urwirbelcharakter an, aber nach vorn findet es nie eine Begrenzung, sondern geht ganz allmählich ins unsegmentierte Mesoderm über. Der hinterste Abschnitt dieses unsegmentierten Mesoderms gehört noch der metaotischen Region des Kopfes (Hatschek) an und setzt sich dann in das unsegmentierte Mesoderm des Vorderkopfes oder der prootischen Region fort[1]). Dasselbe, was ich hier speziell mit

[1]) Die Mesodermabschnitte der prootischen und des vorderen Endes der metaotischen Region, die oft als Urwirbel oder Ursegmente beschrieben und abgebildet worden sind, und die auch ich wiederholt gesehen und genau untersucht habe, halte ich, wie früher, so auch heute, nachdem meine Erfahrung sich bedeutend erweitert hat, nicht für Urwirbel, sondern für Segmente oder Fragmente des Mesoderms, die mit Urwirbeln nichts zu tun haben. Sie sind Bildungen eigener Art und stehen mit der Differenzierung der Augen- und Kiemenbogenmuskulatur und vielleicht noch mit anderen Prozessen in genetischer Beziehung. Ich stehe in dieser Hinsicht noch auf demselben Standpunkt, den ich in meinem auf der Anatomenversammlung in Wien im Jahre 1892 gehaltenen Referat „Über die Metamerie des Wirbeltierkopfes“ und schon früher in meiner „Theorie des Mesoderms“ eingenommen habe, auf einem Standpunkt, den namentlich Dohrn auf Heftigste bekämpft hat.

Rücksicht auf die Säugetiere gesagt habe, gilt meiner Erfahrung nach für alle Wirbeltiere: überall ist der der Zeit nach zuerst auftretende Urwirbel auch der erste in der Reihe, wenigstens insofern, als er wie ein echter Urwirbel auch vorn eine scharfe Grenze hat. Auf diese Tatsache wurde ich zuerst bei meinen Untersuchungen über die Entwicklung der Selachier aufmerksam, und ich fand sie dann sowohl bei tiefer (Petromyzon) als bei höher stehenden Formen (Amphibien und Amnioten) durchwegs bestätigt. Der erste Urwirbel in der Reihe ist also auch der älteste, vorn und hinten scharf begrenzte. Dieser Urwirbel kann also wohl als fixer Punkt für unsere Betrachtungen gelten. Ich wüßte auch in der Tat keinen anderen Teil oder kein anderes Merkmal eines Embryo zu nennen, das mit mehr Recht als fixer Punkt angesehen werden könnte.

Wir werden also in der Folge, wenn wir auch die übrigen Körperregionen nicht außer Acht lassen dürfen, in erster Linie die Gegend des ersten Urwirbels im Auge zu behalten haben. Die Frage lautet also: Wie sieht die aus dem Kopffortsatz hervorgehende Zellplatte in der Gegend des ersten Urwirbels vor der Urwirbelbildung und wie später, solange die Chorda nicht frei geworden ist und endlich, wie sieht die Chorda in dieser Gegend aus, unmittelbar nachdem sie sich aus der dorsalen Darmwand frei gemacht hat? Unmittelbar vor der Bildung des ersten Urwirbels sehen wir in der Gegend, in der dieser später auftritt, unter der sehr breiten Rückenrinne eine breite Zellplatte (Tafel VI, Fig. 4b), in der ich auf dem abgebildeten Schnitt 28 Zellkerne zähle. Wie gesagt, ist der Schnitt der 31. vor dem Hensenschen Knoten. Bei dem Embryo, dem der Schnitt der Fig. 5 entnommen ist, der der 38. vor dem Hensenschen Knoten ist, ist die Platte gleichfalls von ganz ungeheuerer Breite, wenn auch ihre Zellenzahl zufällig auf dem abgebildeten Schnitte ein wenig geringer ist. An die beiden Seitenränder der Platte schließt sich, mehr oder weniger deutlich, die untere Keimschicht an; und nun ist es auffallend, daß die ersten Zellen derselben durch eine sehr deutliche Pyknose charakterisiert sind. Ich habe schon früher erwähnt, daß ich diesen Zustand für ein Übergangsstadium halte, das die Zellen passieren müssen, um zu echten Darmepithelien zu werden. Auf keinen Fall weist diese Pyknose auf eine Degeneration oder einen Zerfall der betreffenden Elemente hin. Bei dem nächst älteren Embryo, dem die Querschnittsbilder 1a bis 1f (Tafel VII) entnommen sind, war der erste Urwirbel schon vollkommen ausgebildet und

vorn und hinten scharf begrenzt. Von den abgebildeten Schnitten geht der der Fig. 1f, der der 48. vor dem Hensenschen Knoten ist, durch den ersten Urwirbel. Die Zellplatte unterhalb der Medullarrinne zeichnet sich dadurch aus, daß sie nach beiden Seiten dünner und die Zellen niedriger werden, was nur in dem Sinne gedeutet werden kann, daß von hier aus die Zellen nach außen rücken und dabei flach werden. Dieser Übergang in die platten Zellen der unteren Schicht ist auch auf den vorhergehenden, näher dem Hensenschen Knoten gelegenen Schnitten der Fig. 1e und 1d sehr deutlich zu sehen. In der Höhe des ersten Urwirbels zählt man auf dem abgebildeten Schnitte (Fig. 1f) in der medianen Zellplatte nur 19 Zellkerne. Nun nimmt die Breite der Platte und damit zugleich ihre Zellenzahl ungemein rasch ab. Beide haben bei dem Embryo, durch welchen die Schnitte der Fig. 2a—2c geführt sind, schon sehr abgenommen. Von diesen Schnitten geht der dritte (2c) durch die Mitte des ersten Urwirbels; er ist der 66. vor dem Hensenschen Knoten. Die Zellplatte unterhalb der Medullarrinne ist dünn und läßt an dem abgebildeten Schnitte nur zehn Kerne erkennen. Weiter hinten ist sie viel breiter und zellenreicher; so erinnert sie an dem Schnitt der Fig. 2b, der der zehnte vor dem Hensenschen Knoten ist, sehr an das Bild, das der in Fig. 1f gezeichnete Schnitt zeigt. Dort enthielt die Platte 19 Kerne, hier 22; der erstere Schnitt war weit hinter dem ersten Urwirbel gelegen, der letztere traf ihn ungefähr in der Mitte. Bei dem noch weiter entwickelten Embryo, dem der Schnitt der Fig. 3 entnommen ist, und der drei vorn und hinten scharf begrenzte Urwirbel besaß, wobei hinter dem letzten noch ein vierter in Bildung begriffen war, enthielt die Zellplatte in der Querschnittsebene des ersten Urwirbels nur neun Kerne; wenigstens war es so an dem abgebildeten Schnitte, der das Vorderende des ersten Urwirbels traf, und der der 88. vor dem Hensenschen Knoten ist. Wie schon früher erwähnt, gingen der 78.—80. Schnitt durch die Mitte des ersten Urwirbels. Der nächste Embryo, durch den die Schnitte der Fig. 4a bis 4c gelegt sind, hatte sechs bis sieben Urwirbel. Der Schnitt der Fig. 4b geht durch den ersten Urwirbel; die Zahl der Kerne in der medianen Platte beträgt auf dem Schnitte sieben. Der nächste Embryo, durch den die Schnitte der Fig. 5a bis 5c geführt sind, hatte acht Urwirbel. Der Schnitt der Fig. 5b, der den ersten Urwirbel trifft, läßt in der medianen Zellplatte, die sich jetzt schon sehr scharf gegen die Umgebung abhebt, etwa fünf oder sechs Zell-

kerne erkennen. Der letzte Embryo endlich, bei welchem die Chorda schon fast ganz frei geworden ist, und der zwölf Urwirbel besaß, ließ in der Höhe des ersten Urwirbels, also auf Schnitten ähnlich dem in Fig. 6b abgebildeten, gleichfalls nur fünf bis sechs Zellkerne auf dem Querschnitt durch die abgelöste Chorda erkennen. Fünf von den sechs auf der Figur zu sehenden Kernen sind voll getroffen, einer ist nur angeschnitten und daher nicht so scharf zu sehen wie diese. Und nun vergleichen wir die Fig. 5b und 6b, Tafel VII, von welchen die erstere die Chordaplatte im Stadium von acht Urwirbeln, die letztere die vollkommen abgelöste Chorda im Stadium von zwölf Urwirbeln zeigt, mit den Fig. 4b und 5 der Tafel VI, von denen die erstere einen Querschnitt durch einen Embryo unmittelbar vor der Urwirbelbildung zeigt, während uns die letztere den gerade in Bildung begriffenen Urwirbel eines nur um weniges älteren Embryo vor Augen führt! Die Schnitte treffen, wie nochmals betont werden soll, korrespondierende Stellen des Embryo. Wer wird zu behaupten wagen, daß die Zellplatte der Fig. 4b oder der Fig. 5, Tafel VI, lediglich die Chordaplatte, wie sie uns in Fig. 5b der Tafel VII entgegentritt, oder die Chorda, wie sie die Fig. 6b zeigt, hervorgehen läßt? Wenn aber, woran nicht im geringsten zu zweifeln ist, die mächtige Zellplatte der Fig. 4b und 5 der Tafel VI mehr enthält als lediglich die Anlage der Chorda, so kann sie außer der Chorda nur noch Darmepithel liefern. Etwas Drittes gibt es nicht. Denn ein Übergang von Zellen aus dieser mächtigen, von mir als Chordadarmplatte bezeichneten Zellplatte in das Mesoderm ist ganz und gar ausgeschlossen. Das Mesoderm ist in diesem und den folgenden Stadien in der in Frage kommenden Region von der Zellplatte ebenso scharf getrennt wie das Ektoderm. — *So läßt sich also sozusagen der numerische Beweis für die Richtigkeit der von mit vertretenen Auffassung und zugleich für die Unrichtigkeit der Theorie Keibels und Hubrechts führen.* In der Tat ist noch kaum jemals eine entwicklungsgeschichtliche Theorie von ähnlicher Tragweite so leichtfertig und mit so geringer Sachkenntnis aufgestellt worden wie diese. Ob wir nun hoffen dürfen, sie endgültig beseitigt zu haben? Wenn ich nicht während meiner 40jährigen Tätigkeit auf entwicklungsgeschichtlichem Gebiete soviel Enttäuschungen erlebt hätte, würde ich diese Hoffnung hegen; aber die Wissenschaft geht einen langsamen Schritt, und es stellen sich ihr immer wieder neue Hindernisse in den Weg. —

Ich vermeide es absichtlich, auf die Erscheinungen der Entypie und Inversion näher einzugehen, weil ich diese Vorgänge nicht selbst beobachtet habe und mich daher ausschließlich auf die in der Literatur vorliegenden, nicht immer einwandfreien Berichte stützen müßte. Die folgenden Bemerkungen sollen daher auch nur mit wenigen Strichen meine Gedanken über diese Erscheinungen zum Ausdruck bringen und Andere veranlassen, diese Gedanken, die sich mir im Laufe vieler Jahre ganz allmählich aufgedrängt haben, einer Prüfung zu unterziehen. Daß Entypie und Inversion nur graduell, nicht essentiell voneinander verschiedene Vorgänge sind, ist schon von mehreren Seiten betont worden. Auch darüber, daß zwischen einer Entwicklung, wie sie das Kaninchen oder der Hund einerseits und das Schaf, Schwein oder Reh andererseits zeigen, kein prinzipieller Unterschied besteht, wird man kaum im Zweifel sein können. Auch wird wohl kaum bestritten werden können, daß die Vorgänge, die bei den letztgenannten Tieren ablaufen, nicht wesentlich von denjenigen verschieden sind, die wir vom Igel oder der Fledermaus kennen. Schreitet die „Entypie des Keimfeldes" noch weiter fort, so kann sie unter einem Bilde verlaufen, wie es uns die sogenannte Umkehr oder Inversion der Keimblätter der Maus oder Ratte oder des Meerschweinchens vor Augen führt. Bei den Primaten mit Inbegriff des Menschen verläuft der Prozeß augenscheinlich in einer Weise, welche die Mitte hält zwischen einer Entypie und Inversion.

Denken wir uns nun im Stadium, welches uns die Textfig. 11 b vor Augen führt, zwischen dem Embryonalknoten oder der inneren Zellmasse und dem diesen bedeckenden Trophoblast eine Höhle auftreten, aber so, daß die Ränder des Embryonalknotens noch mit dem Trophoblast in Verbindung bleiben, so würde mit dem allmählichen Wachstum der Höhle der Embryonalknoten allmählich die Form einer mit der Konkavität nach außen gewendeten Platte annehmen müssen. Noch deutlicher würde uns dies am Bild der Textfig. 11 c klar werden, wo der Lecithophor schon die untere Fläche des Embryoblasts (Blastophor) und einen Teil der Innenfläche des Trophoblasts überzieht. Die Höhle zwischen dem Embryoblast und dem Trophoblast würde der Lage nach der Amnionhöhle entsprechen und also, wenn diese Namen überhaupt zu billigen wären, Anspruch auf die Bezeichnung „Markamnionhöhle" oder „primäre Amnionhöhle" machen dürfen. Zur richtigen Beurteilung einer Höhle ist es aber notwendig, sich über die Bedeutung ihrer Wände klar zu sein. Denn, wie Wenckebach sehr richtig sagt: „Es ist ... nicht der Raum, sondern die Wand, die die Höhle charakterisiert." Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß bei einer wahren Amnionhöhle alle Zellen, welche unmittelbar die Höhle begrenzen, ihre freie Seite dieser zukehren. Die basale Seite der Ektodermzellen eines wahren Amnions ist also nach außen — nicht der Höhle zu — gewendet. Bei der Markamnion- oder primären Amnionhöhle dagegen ist dies ganz anders. Die Zellen des vermeintlichen Amnion kehren ihre freie Seite sämtlich dem Embryoblast zu. Ich habe, wie oben erwähnt, in die Zellen der drei Textfig. 11 a—c die Centrosomen eingetragen, von denen wir wissen, daß sie an der freien Seite der Zellen liegen. Damit ist zugleich auch die

basale Seite und die Hauptachse der Zellen gekennzeichnet. Die Zellen des Trophoblasts sehen nun mit ihrem freien Pol, was ja eigentlich ganz selbstverständlich ist, nach außen, und ebenso kehren auch die Zellen des Embryoblasts ihren freien Pol nach außen. Wenn nun zwischen dem Trophoblast und dem Embryoblast ein Spaltraum auftritt, so kehren die Zellen des ersteren der Höhle ihren basalen, die des letzteren ihren freien Pol zu. Dies ist also ganz anders als bei den eine wirkliche Amnionhöhle begrenzenden Zellen. Die sogenannte Markamnion- oder primäre Amnionhöhle kann also nur etwa mit einer Höhle innerhalb eines geschichteten Epithels, mit der einer Epithelblase, verglichen werden, nicht aber mit der Höhle eines wirklichen Amnion, wenn auch der Raum der gleiche ist. Nun machen es die Figuren van Benedens über die Entwicklung der Fledermaus sehr wahrscheinlich, daß die Zellschicht, welche die vermeintliche primäre Amnionhöhle nach außen zu abschließt, nur dem Plasmodiblast entspricht, daß also zunächst über dem Embryoblast kein Cytoblast vorhanden ist. Es scheint, daß die Differenzierung des Trophoblasts in die beiden genannten Schichten erst am Rand des Embryoblasts beginnt, und daß sich, wie gesagt, über diesen nur der Plasmodiblast, der alsbald die ektodermalen Chorizonzotten treibt, erstreckt. Mit dem eigentlichen, wahren Amnion hat der Plasmodiblast, dessen miteinander verschmelzende Zellen ihre freien Pole nach außen kehren, nichts zu tun. An der Bildung des wahren Amnion beteiligt sich von Seiten des Trophoblasts oder des ausserembryonalen Ektoderms bloß der Cytoblast. Dieser erhebt sich — und zwar, wie es scheint, erst, nachdem die erste Differenzierung des Embryoblasts begonnen hat — an den Rändern des letzteren in Form einer Falte (der ektodermalen Amnionfalte), in die sich am Hinterende und an den Seiten des Embryoblasts das außerembryonale Mesoderm hinein erstreckt. Nur in die vordere Falte des Cytoblasts, die sich über das Kopfende der Embryonalanlage schiebt, dringt zunächst noch kein Mesoderm ein, sondern hier schiebt sich innerhalb der Cytoblastfalte eine Falte der unteren Keimschicht (also des außerembryonalen Entoderms) vor, so daß also, wovon schon bei der Besprechung der van Benedenschen Arbeiten die Rede war, die Kopfkappe des Amnion anfangs aus dem Ektoderm (Cytoblast) und der unteren Keimschicht (Lecithophor) besteht, während das Mesoderm an ihrer Zusammensetzung keinen Anteil nimmt (Proamnion van Benedens). Mit der Bildung dieser Amnionfalten, deren ektodermale Lamelle vom Cytoblast stammt, wird der Raum oberhalb des „Keimfeldes" oder der Embryonalanlage (des Embryoblasts) zur wahren Amnionhöhle; bis dahin hatte er die Bedeutung eines Intercellularraumes eines mehrschichtigen Epithels.

Daß wirklich diese Auffassung den Tatsachen entspricht, geht in erster Linie aus der nachgelassenen Arbeit van Benedens über die Furchung und erste Entwicklung der Fledermaus (Arch. de Biol., Tome 26, 1911) hervor. Man vergleiche mit dem Gesagten nur die Fig. 66, 67 und 68 der Tafel V der zitierten Arbeit. Namentlich die letzte Figur läßt nicht

den geringsten Zweifel zu, daß das „Markamnion“ oder „primäre Amnion“ etwas ganz anderes ist als das wahre Amnion. Die Figur, die einen Sagittalschnitt durch einen Embryo einer Fledermaus im Beginn der Bildung des Kopffortsatzes zeigt, läßt zunächst außen die mächtige, aus dem Plasmodiblast entstandene Ektoplacenta erkennen, in welche schon zahlreiche mütterliche Gefäße eingedrungen sind. Diese sehr dicke Zellmasse bildet fast über der ganzen Embryonalanlage das Dach der fälschlich so genannten „primären Amnionhöhle“, nur vorn und hinten schieben sich an ihr die Falten des wahren Amnion vor, um schließlich das eigentliche Amnion zu bilden. An dieser Figur, sowie an der Fig. 67, sieht man mit voller Sicherheit, daß von den beiden Schichten das Trophoblasts (dem Plasmodiblast und dem Cytoblast) nur die äußere das Dach der Markamnionhöhle bildet, die innere aber Anteil an der Bildung des wahren Amnion nimmt.

Es ist übrigens durchaus möglich, daß bei Formen, wie der Fledermaus (van Beneden), dem Igel (Hubrecht), dem Schaf (Assheton), dem Schwein (Weysse), dem Reh (Keibel) und anderen ursprünglich die Trennung des Trophoblasts vom Embryonalknoten nicht so scharf ist, wie dies meine Figuren zeigen, und daß der Embryonalknoten zur Zeit des Auftretens der interepithelialen Höhle nach außen von einer dickeren Lage von Zellen bedeckt ist.

Von einer Entwicklung, wie sie die Fledermäuse zeigen, wird man, wohl unter der Annahme weiter fortgesetzter Entypie, auch bei der Beurteilung der Primaten, mit Inbegriff des Menschen, auszugehen haben.

Ich kann nicht umhin, noch ein paar Worte über die verdienstvolle, aber in der Deutung der ersten Entwicklungsstadien des Menschen meiner Ansicht nach nicht glückliche Arbeit von Strahl und Beneke über einen jungen menschlichen Embryo (Wiesbaden 1910) hinzuzufügen. Ich glaube dies um so mehr tun zu dürfen, als ich die Querschnittserie durch mehrere Wochen in Händen hatte und Schnitt für Schnitt genau studieren konnte. Es bestand ursprünglich die Absicht, von einem hiesigen Modelleur ein Plattenmodell herstellen zu lassen, weshalb Herr Kollege Beneke die Serie zu meinem eigenen und zum Studium des Modelleurs in meine Verwahrung gab. Später haben sich die Unterhandlungen mit dem Modelleur zerschlagen. Ich selbst hielt die Herstellung eines Modells, wenn es alle Einzelheiten wiedergeben sollte, für äußerst schwierig. Trotzdem habe ich keinen Grund, die Richtigkeit des von den genannten Autoren auf Tafel XV, Fig. 61 und 62, gezeichneten Plattenmodells in Zweifel zu ziehen; freilich hat bei seiner Herstellung eine heiße Spatel stark mitgeholfen. Indessen sind es nicht die Modelle, was ich an der Arbeit beanstande, sondern die Deutung der Entstehung des Embryo, wie sie Strahl auf S. 18 in mehreren Figuren, die (leider!) schon in die Lehrbücher überzugehen beginnen, und in dem begleitenden Text zur Darstellung gebracht hat. Meiner Ansicht nach geht die Entwicklung des Menschen in den ersten Stadien ähnlich, wie dies ein Jahr später in der ersten nachgelassenen Arbeit van Benedens (die oben erwähnte Arbeit über die erste Entwicklung

der Fledermaus) dargestellt ist, vor sich. Ein Hauptunterschied besteht darin, daß der Dottersack oder das Nabelbläschen relativ klein ist und sich nicht der Innenfläche des Trophoblasts anschmiegt, also, wie man sich gewöhnlich ausdrückt, die ,,Fruchtblase" nicht ausfüllt. Infolgedessen besteht zwischen der Wand der Fruchtblase, die zunächst lediglich vom Trophoblast gebildet wird, und der Wand des Dottersackes, der zu derselben Zeit bloß aus dem Lecithophor besteht, ein sehr weiter Raum, der aber alsbald nach der Bildung des Mesoderms von dem sogenannten Magma reticulare (vgl. darüber Grosser, l. s. c.), das dem Wesen nach embryonales Bindegewebe ist, durchzogen wird. Die Verhältnisse sind dann so, wie sie Grosser vom Petersschen Embryo beschrieben hat. Alle bisher bekannten Fälle von jungen menschlichen Embryonen, vor allem auch der Beneke-Strahlsche, beweisen mit absoluter Sicherheit, daß auch beim Menschen, geradeso wie bei allen Placentaliern, das außerembryonale Mesoderm früher entsteht, als das embryonale und namentlich sehr frühzeitig eine sehr weite Ausbreitung erlangt. Es breitet sich über die äußere Oberfläche des vom Lecithophor gebildeten Dottersackes und an der Innenfläche der ,,Fruchtblase" (des Trophoblasts) aus und nimmt außerdem Teil an der Bildung des wahren Amnion, dem, wie bei der Fledermaus, wohl auch sicher beim Menschen ein falsches oder ,,primäres Amnion" in dem früher erörterten Sinne vorausgeht. Wenn man alle erwähnten Momente berücksichtigt, so bekommt man ein Schema der ersten Entwicklung des Menschen, das allerdings wesentlich anders aussieht als das Strahlsche, aber auch sehr viel einfacher und natürlicher ist.

Zum Schlusse will ich noch ein paar Worte über die Bedeutung der Gastrulation für die Aufstellung eines sogenannten natürlichen Systems der Bilaterien oder Coelomaten sagen. Wohl jeder Zoologe hat schon die Schwierigkeiten empfunden, welche einer solchen Aufstellung aus der Tatsache erwachsen, daß bei den einen Bilateriern der Rest des Urmundes zum After, bei den anderen zum bleibenden Mund wird; daß im ersten Falle der Urmund und die ganze Urmundregion an der dorsalen, im zweiten an der ventralen Seite des Körpers liegt; daß im ersten Fall der Verschluß in der Richtung von vorn nach hinten, im zweiten von hinten nach vorn erfolgt; daß im ersten an der Ventralseite des Vorderendes des Körpers ein neuer Mund entsteht, im zweiten dagegen der Mund aus dem Rest des Urmundes entsteht und der After, wenn sich überhaupt ein solcher bildet, eine Neubildung ist. Derartige Erwägungen haben schon A. Goette und B. Hatschek veranlaßt, die Bilaterien in zwei große Gruppen zu teilen. Später hat sich Grobben eingehender mit der Frage beschäftigt und die Bilaterien oder Coelomaten in die beiden Gruppen der Proto-

stomia und Deuterostomia geteilt[1]). Die Namen bezeichnen die Beziehung des Urmundes zum bleibenden Mund. Die Protostomia, die ihrem Umfang nach den Zygoneura Hatscheks entsprechen, teilt Grobben wieder in die Scoleciden oder niederen Würmer, die Anneliden oder Gliederwürmer, die Arthropoden oder Gliederfüßler, die Mollusken oder Weichtiere und die Molluscoideen oder Kranzfühler ein. Die Deuterostomia, bei denen der bleibende Mund eine Neubildung ist und der letzte Rest des Urmundes zum After wird, teilt er in die Ambulacralia, zu denen er die Echinodermen oder Stachelhäuter und die Enteropneusten oder Schlundatmer rechnet, dann die Homalopterygier oder Chaetognathen (Borstenkiefer) und die Chordonier. Die Gruppen der Ambulacralia, Homalopterygier und Chordonier bezeichnet er als Unterkreise oder Subtypen, die Gruppen der Scoleciden, Anneliden, Arthropoden, Mollusken und Molluskoideen als Kladus. Der Auffassung Grobbens hat sich u. a. auch K. Heider angeschlossen.

Was mich betrifft, so halte ich diese Einteilung für eine sehr glückliche, wenn ich auch nicht umhin kann, einige der Gruppen gewissermaßen als Rumpelkammern zu betrachten, in denen eine größere oder kleinere Zahl von Formen eingeordnet sind, die sonst nicht gut unterzubringen waren; dahin gehören vor Allem die Scoleciden und die Molluskoideen, welch letztere Grobben beibehalten hat, wenn auch ihr Inhalt und ihre Einteilung eine andere geworden ist als früher.

Ich habe nun die Gastrulation und die Bildung von Mund und After sowohl bei Vertretern der Protostomia als der Deuterostomia selbst untersucht. Was die ersteren betrifft, so habe ich schon vor mehr als 35 Jahren bei Planorbis die Umbildung des langen, schlitzförmigen Urmundes in den bleibenden Mund Schritt für Schritt verfolgt und gezeigt, wie sich der Urmund bis auf einen kleinen Rest von hinten nach vorn schließt. Ferner erwähne ich, daß damals von Bütschli und v. Erlanger mit Bestimmtheit behauptet wurde, daß bei einer

---

[1]) Karl Grobben, Die systematische Einteilung des Tierreiches. Verhandlungen der k. k. zool.-botan. Gesellschaft in Wien, Jahrg. 1908. — K. Grobben und K. Heider, Das zoologische System. Ebenda. 61 Bd. 1911. — B. Hatschek, Das neue zoologische System. Leipzig 1911. Auf die von Hatschek erhobenen Prioritätsansprüche, die von Grobben und Heider in ebenso entschiedener als vornehmer Weise zurückgewiesen wurden, gehe ich hier nicht ein.

anderen Schneckenart, bei Paludina vivipara, der Urmund direkt zum After werde und der bleibende Mund eine Neubildung sei. Diese Angabe habe ich auf Grund meiner an derselben Schnecke angestellten Untersuchungen sehr entschieden bestritten, freilich zunächst ohne Erfolg. Erst im Jahre 1896 wurden meine Angaben durch Tönniges in einer ausgezeichneten kleinen Arbeit vollinhaltlich bestätigt; heute zweifelt wohl Niemand mehr an ihrer Richtigkeit. Wäre die Angabe Bütschlis und v. Erlangers richtig gewesen, so wäre man geradezu gezwungen gewesen, dieser Schnecke eine Sonderstellung im System der Bilaterien einzuräumen, was selbstverständlich mit den Prinzipien der Systematik in schroffstem Widerspruch gestanden hätte.

Was die Gastrulation und Urmundbildung der Deuterostomia betrifft, so habe ich sie zunächst bei den Selachiern (Pristiurus) untersucht, wo ich auch die Bildung des bleibenden Mundes und des Afters verfolgte. Endlich habe ich in der vorliegenden Abhandlung meine Untersuchungen über die Entwicklung der Säugetiere (des Kaninchens) mitgeteilt und die ungeheuere Ausdehnung des Urmundgebietes bei denselben demonstriert. Ich habe ferner gezeigt — übrigens war das auch schon im Jahre 1889 von mir geschehen —, daß die Aftermembran am Hinterende des Primitivstreifengebietes entsteht; daß der bleibende Mund der Säugetiere eine ganz selbständige Bildung ist, wußte man schon längst.

Nun ist es klar, daß jede phylogenetische, auf vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte gegründete Annahme sich physiologisch rechtfertigen lassen muß; ist dies nicht der Fall, widerspricht sie den Prinzipien der Physiologie, so ist sie zu verwerfen. Dies gilt z. B. von der sehr merkwürdigen „Erklärung“, die Gegenbaur von der phylogenetischen Entstehung des Kiefergelenkes der Säugetiere zu geben versuchte[1]) oder von der allerdings, wenn auch nicht in gutem Sinne originellen „Idee“ Fürbringers, die die Kreuzung der Wurzelfasern des N. trochlearis erklären soll oder von der oft gehörten Ansicht, daß der Flexor digt. comm. brevis des Fußes ein in die Fußsohle hinab gewanderter Flexor sublimis sei und dergleichen mehr. Es muß sich also auch die Tatsache, daß bei den

[1]) Vgl. darüber und über Fürbringer: C. Rabl, Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten (Zeitschr. f. wiss. Zool., 70. Bd., 1901) und C. Rabl, Bausteine zu einer Theorie der Extremitäten der Wirbeltiere. Leipzig 1910.

Protostomia der Urmund eine ventrale Lage hat, sich von hinten nach vorn schließt und sein letzter Rest zum bleibenden Mund wird, ebenso wie andererseits die Tatsache, daß bei den Deuterostomia der Urmund dorsal liegt, sich von vorn nach hinten schließt, sein letzter Rest zum After wird und eine neue Mundöffnung entsteht, physiologisch verständlich machen lassen. Ich greife nun wieder auf meine vor 35 Jahren erschienene Arbeit über die Entwicklung von Planorbis zurück. Damals verteidigte ich auf Grund der Beobachtungen über die Entwicklung des Mesoderms die Ansicht, daß die Metazoen nicht von einer typischen Gastraea, wie sie uns aus den Konstruktionen Haeckels bekannt war, sondern von einer Blastaea abzuleiten seien. Ich unterschied eine Blastaea radialis als Stammform der Coelenteraten, d. h. eine Blastaea mit heteropoler Hauptachse und gleichwertigen, homopolen Nebenachsen, und eine Blastaea bilateralis als Stammform der Bilaterien mit heteropoler Hauptachse, heteropoler Dorsoventralachse und homopoler Transversalachse. Die Verschiedenheit dieser beiden Grundformen der Blastaea führte ich auf die verschiedene Art ihrer Bewegung zurück. Ich halte diese Ansicht auch heute noch für richtig; nur betone ich mit mehr Nachdruck, als dies früher geschehen war, daß es in beiden Fällen schon frühzeitig zu einer Einstülpung des verdauenden Oberflächenfeldes des Körpers gekommen sein muß. Diese Einstülpung kann man ganz wohl, wenn sie auch bei beiden Formen sicher nicht unter dem gleichen Bilde verlief, als Gastrulation bezeichnen, da es in beiden Fällen zur Bildung einer Art Magen oder Darm kommen mußte. Bei der Blastaea radialis erfolgte die Einstülpung in der Richtung der Hauptachse vom hinteren Pol aus, eine Ansicht, die in der Tat, soweit ich es beurteilen kann, auch in den neueren Untersuchungen über die Gastrulation der Coelenteraten ihre Stütze findet. Bei der Blastaea bilateralis dagegen erfolgte die Einstülpung nicht genau vom hinteren Pol aus, sondern zugleich in dorsoventraler oder ventrodorsaler Richtung; also auch in der Richtung der Dorsoventralachse des Tieres. Ob sich die Einstülpung am Rücken oder am Bauch bildete, hing meiner Ansicht nach ganz und gar von der Lebensweise ab. Bei denjenigen Formen, die sich am Boden kriechend bewegten, dürfte sie an der ventralen, bei den anderen, die frei im Wasser schwammen und sich in demselben aktiv bewegten, an der dorsalen Seite entstanden sein. Im ersten Falle entstand der Urdarm von der Bauchseite aus, im zweiten von der Rücken-

seite. So entstanden zwei Formen oder Formengruppen, wie ich sie in den nebenstehenden Fig. 14 a und b darzustellen versucht habe. Formen von dem Bau der Fig. a, welche das Entodermzellenfeld nach unten kehrten, würden also dem Benthos im Sinne Haeckels[1]) angehört haben und solche vom Bau der Fig. b dem aktiv schwimmenden Plankton oder Nekton. Die anfangs flache Urdarmeinstülpung wird in beiden Fällen allmählich zu einer tiefen Grube und endlich zu einem Säckchen geworden sein, das sich bei a in der Richtung von hinten nach vorn bis auf einen kleinen Rest, eben dem

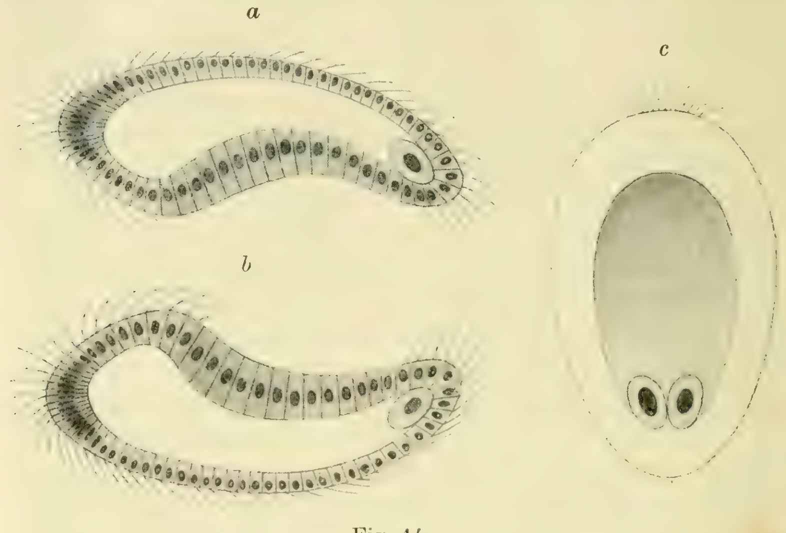


Fig. 14.

bleibenden Mund, schloß, während bei der Form b der Verschluß in der Richtung von vorn nach hinten erfolgt sein und der letzte Rest der anfangs sehr weiten Öffnung zum After geworden sein wird. In beiden Fällen wird sich am vorderen Pol des Körpers, der bei der Ortsbewegung mit den Gegenständen zunächst in Berührung kam, die erste Anlage eines Zentralnervensystems entwickelt haben. Ich habe ferner in beide Figuren noch eine Urmesodermzelle eingezeichnet. Sie entspricht in ihrer Lage genau den Verhältnissen, die wir bei den Protostomiern und Deuterostomiern antreffen. Die

[1]) E. Haeckel, Plankton-Studien. Vergleichende Untersuchungen über die Bedeutung und Zusammensetzung der pelagischen Fauna und Flora. Jena 1890.

Fig. c soll uns die Stammform der Protostomier von der ventralen oder aber diejenige der Deuterostomier von der dorsalen Seite vor Augen führen. Endlich soll die Fig. 15 ein viel weiter fortgeschrittenes Stadium in der phylogenetischen Entwicklung der Deuterostomier, als es die Fig. 14b darstellt, zeigen. Das Entodermzellenfeld, das sich in Fig. 14b eben einzusenken begonnen hat, ist zu einem tiefen Sack geworden, in den hinten als Rest des ursprünglich sehr

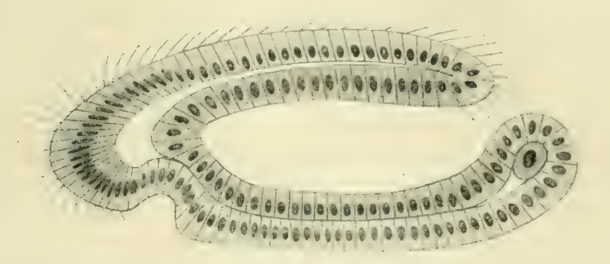


Fig. 15.

weiten Urmundes der After führt. Gleichzeitig hat sich vorn an der Ventralseite des Körpers eine Grube gebildet, die mit ihrem Grund die Wand des langen Darmsackes berührt. Diese Grube mag zunächst vielleicht die Bedeutung eines Saugnapfes gehabt haben, bis sie später in den Darm durchbrach und zum bleibenden Mund wurde. —

Mag man von solchen und ähnlichen Betrachtungen denken was man will: daß sie dem Fortschritt der Wissenschaft hinderlich sind, wird Niemand behaupten können.

Leipzig, am Sylvesterabend 1914.

Tafelerklärung.

Tafel I.

Eireifung und Befruchtung von Ascaris megalocephala (var. bivalens). Figurenerklärung im Text.

Tafel II.

Fig. 1 und 2 nach C. Rabl, Über den „pedicle of invagination“ und das Ende der Furchung von Planorbis. Morph. Jahrb., Bd. VI, 1880. Tafel 29, Fig. 4 u. 5: Zwei Blastulae von der Bauchseite.

Fig. 3 nach Anton Wierzeyski, Embryologie von Physa fontinalis L. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 80, 1905. Tafel 19, Fig. 33. 64-Zellen-Stadium von der Bauchseite.

Fig. 4, 5 u. 6 nach Theodor Boveri, Die Entwicklung von Ascaris megalocephala mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschrift für C. von Kupffer, Jena 1899. — Fig. 4: Junge Blastula im optischen Querschnitt. Fig. 5 u. 6: Etwas älterer Embryo, und zwar Fig. 5 von der Bauchseite, Fig. 6 im optischen Medianschnitt. Fig. 4 nach Tafel 42, Fig. 22d, Fig. 5 nach Tafel 42, Fig. 23b und Fig. 6 nach Tafel 43, Fig. 23d.

Fig. 7, 8 u. 9 nach E. G. Conklin, The Organization and Cell-Lineage of the Ascidian Egg. Journ. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, Vol. 13, 1905. Fig. 7: Dorsalansicht eines Embryo von Cynthia bipartita im 110-Zellen-Stadium. Beginn der Gastrulation. Die Gastrula ist noch scheibenförmig (disk-shaped) S. 68; später wird sie schüssel- und dann becherförmig. Nach Tafel 9, Fig. 134. — Fig. 8: Sagittaler Medianschnitt durch eine Blastula im Stadium von 64 Zellen. Nach Textfig. S. 35. — Fig. 9: Medianschnitt durch eine beginnende Gastrula im Stadium von 110 Zellen, also gleich alt mit Fig. 7. Nach Textfig. S. 35.

Fig. 10 nach W. E. Castle, The Early Embryology of Ciona intestinalis Flemming. Bull. Mus. Comp. Zoology at Harvard College, Vol. 27, Nr. 7. 1896. Medianschnitt durch eine Gastrula von Ciona intestinalis. Tafel XI, Fig. 79.

Fig. 11 u. 12 nach Paul Cerfontaine, Recherches sur le développement de l'Amphioxus. Arch. de Biol., Tome 22, 1905. — Fig. 11 nach Tafel 19, Fig. 14: Beginnende Gastrulation. — Fig. 12 nach Taf. 20, Fig. 1: Medianschnitt durch eine Gastrula. Furchungshöhle geschwunden.

Fig. 13 nach A. Brachet, Recherches sur l'ontogénèse des Amphibiens urodèles et anoures (Siredon pisciformis. — Rana temporaria). Arch. de Biol., Tome 19, 1902. Fig. 13 nach Fig. 3, Tafel I: Blastula eines Axolotl.

Fig. 14 nach K. Mitsukuri, On the Process of Gastrulation in Chelonia (Contributions to the Embryology of Reptilia IV). Journ. of the College of Science. Imp. Univ. Japan, Vol. VI, Pt. 4, 1893. Fig. 14 nach Tafel VIII, Fig. 15: Längsschnitt durch eine Gastrula von Chelonia caouana.

Fig. 15 nach Ludwig Will, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. I. Die Anlage der Keimblätter beim Gecko (Platydactylus facetanus Schreib.). Nach Fig. 45, Tafel VI: Sagittalschnitt durch einen Embryo mit Sichel und Sichelrinne. Beginn der Einstülpung (Gastrulation). Die Zeichnung ist ein Spiegelbild des Originals.

Fig. 16 nach Ludwig Will, l. c. Tafel IX, Fig. 55b. Etwas schiefer Sagittalschnitt. Auf einem Medianschnitt würde das Urdarmsäckchen erheblich tiefer sein.

Tafel III.

Kaninchenkeimscheiben (Areae embryonales) bei 30facher Vergrößerung nach Fixierung in Zenkerscher Flüssigkeit.

Fig. 1 Area von 6 Tagen 7 Stunden (Sammlung Nr. 4). Länge zur Breite = 0,73 : 0,73 mm. Vorn deutlich dunkler als hinten. Ein Medianschnitt durch diese Area ist auf Tafel V, Fig. 1 gezeichnet.

Fig. 2 Area aus demselben Uterus (Sammlung Nr. 3). Länge zur Breite = 0,70 : 0,63 mm. Area vorn etwas breiter als hinten.

Fig. 3 Area von 6 Tagen 17 Stunden (Sammlung Nr. 1). Länge zur Breite = 0,80 : 0,78 mm. Ein Querschnitt durch diese Area ist auf Tafel V, Fig. 2, gezeichnet.

Fig. 4 Area aus demselben Uterus, wie die der Fig. 3 (Sammlung Nr. 2). Länge zur Breite = 0,87 : 0,77 mm.

Fig. 5 Area aus demselben Uterus, wie die der Fig. 3 und 4 (Sammlung Nr. 3). Länge zur Breite = 0,80 : 0,77 mm.

Fig. 6 Area von 6 Tagen 14 Stunden (Sammlung Nr. 3). Länge zur Breite = 0,90 : 0,90 mm.

Fig. 7 Area von 6 Tagen 17 Stunden. Aus demselben Uterus wie die Areae der Fig. 3, 4 u. 5 (Sammlung Nr. 4). Länge zur Breite = 1,10 : 0,87 mm.

Fig. 8 Area von 6 Tagen 20 Stunden (Sammlung Nr. 3). Länge zur Breite = 1,07 : 0,92 mm.

Fig. 9 Area von 6 Tagen 19 Stunden (Sammlung Nr. 3). Länge zur Breite = 1,00 : 0,93 mm. Ein Querschnitt durch die vordere Hälfte dieser Area ist auf Tafel V, Fig. 3, gezeichnet.

Fig. 10 Area von 6 Tagen 14 Stunden (Sammlung Nr. 2). Länge zur Breite = 1,00 : 1,00 mm.

Fig. 11 Area aus demselben Uterus wie die der Fig. 10 (Sammlung Nr. 1). Länge zur Breite = 1,03 : 1,00 mm.

Fig. 12 Area aus demselben Uterus wie die der Fig. 9 (Sammlung Nr. 2). Länge zur Breite = 1,10 : 0,90 mm. Beide Maße knapp.

Fig. 13 Area aus demselben Uterus wie die der Fig. 9 u. 12 (Sammlung Nr. 1). Länge zur Breite = 1,28 : 1,08 mm.

Fig. 14 Area aus demselben Uterus wie die der Fig. 9, 12 u. 13 (Sammlung Nr. 4). Länge zur Breite = 1,37 : 1,20 mm. Das Hinterende eines Medianschnittes durch diese Area ist auf Tafel V, Fig. 4, gezeichnet.

Fig. 15 Area aus demselben Uterus wie diejenigen der Fig. 6 u. 10 (6 Tage 14 Stunden alt) (Sammlung Nr. 4). Länge zur Breite = 1,17 : 0,90 mm.

Fig. 16 Area von 6 Tagen 20 Stunden, aus demselben Uterus wie die der Fig. 8 (Sammlung Nr. 5). Länge zur Breite = 1,20 : 0,90 mm. Medianschnitt durch diese Area auf Tafel V, Fig. 5, gezeichnet.

Fig. 17 Area von 6 Tagen 20 Stunden aus demselben Uterus wie die der Fig. 8 u. 16 (Sammlung Nr. 2). Länge zur Breite = 1,20 : 0,90 mm. Querschnitte durch das Hinterende sind auf Tafel V, Fig. 6a u. 6b, abgebildet.

Fig. 18 Area von 6 Tagen 20 Stunden aus demselben Uterus, wie die der Fig. 8, 16 u. 17 (Sammlung Nr. 4). Länge zur Breite = 1,27 : 1,00 mm.

Fig. 19 Area von 6 Tagen 20 Stunden aus demselben Uterus wie die der Fig. 8, 16, 17 u. 18 (Sammlung Nr. 1). Länge zur Breite = 1,29 : 1,03 mm.

Fig. 20 Area von 7 Tagen 3 Stunden (Sammlung Nr. 1). Länge zur Breite = 1,10 : 0,72 mm.

Fig. 21 Area von 7 Tagen 3 Stunden aus demselben Uterus wie die der Fig. 20 (Sammlung Nr. 2). Länge zur Breite = 1,23 : 0,83 mm. Länge des Primitivstreifens = 0,83 mm.

Fig. 22 Area von 7 Tagen 3 Stunden aus demselben Uterus wie die der Fig. 20 u. 21 (Sammlung Nr. 3). Länge zur Breite = 1,23 : 0,93 mm. Länge des Primitivstreifens = 0,77 mm. Ein Medianschnitt dieser Area ist auf Tafel V, Fig. 7, abgebildet.

Fig. 23 Area von 7 Tagen (Sammlung Nr. 3). Länge zur Breite = 1,27 : 0,97 mm. Länge des Primitivstreifengebietes = 0,80 mm.

Fig. 24 Area von 7 Tagen 12 Stunden (Sammlung Bezeichnung A). Länge zur Breite = 1,30 : 0,90 mm.

Fig. 25 Area von 7 Tagen aus demselben Uterus wie die der Fig. 23 (Sammlung Nr. 1). Länge zur Breite = 1,47 : 0,90 mm. Länge des Primitivstreifengebietes = 0,87 mm.

Fig. 26 Area von 7 Tagen aus demselben Uterus wie die der Fig. 23 u. 25 (Sammlung Nr. 2). Länge zur Breite = 1,30 : 0,90 mm. Länge des Primitivstreifengebietes 0,90 mm.

Fig. 27 Area von 7 Tagen 7 Stunden (Sammlung Nr. 2). Länge zur Breite = 1,63 : 1,10 mm. Ein Medianschnitt durch diese Area ist auf Tafel V, Fig. 8, gezeichnet.

Fig. 28 Area von 7 Tagen 7 Stunden aus demselben Uterus wie der der Fig. 27 (Sammlung Nr. 1). Länge zur Breite = 1,66 : 1,10 mm. * Vordere Grenze des Mesodermhofes, ** Grenze des Mesodermhofes außerhalb der Area.

Fig. 29 Area von 7 Tagen 12 Stunden (Sammlung Nr. 3). Länge zur Breite = 2,17 : 1,20 mm. Länge des Primitivstreifengebietes = 1,50 mm. Aus der Querschnittserie durch diese Area stammen die Bilder der Fig. 3a bis 3f der Tafel VI.

Fig. 30 Area von 7 Tagen 16 Stunden (Sammlung Nr. 2). Länge zur Breite = 2,30 : 1,27 mm. Länge des Primitivstreifengebietes = 1,73 mm.

Fig. 31 Area von 7 Tagen 16 Stunden aus demselben Uterus wie die der Fig. 30 (Sammlung Nr. 4). Länge zur Breite = 2,43 : 1,10 mm. Ein Medianschnitt durch diese Area ist auf Tafel VI, Fig. 1, gezeichnet.

Tafel IV.

Kaninchenkeimscheiben (Areae embryonales) bei 30facher Vergrößerung nach Fixierung in Zenkerscher Flüssigkeit.

Fig. 1 Area von 7 Tagen 16 Stunden aus demselben Uterus wie die der Fig. 30 u. 31 der Tafel III (Sammlung Nr. 3). Länge zur Breite = 2,63 : 1,17 mm. Länge des Primitivstreifengebietes = 1,77 mm.

Fig. 2 Area von 7 Tagen 16 Stunden aus demselben Uterus wie die der Fig. 30 u. 31 der Tafel III und 1 der Tafel IV (Sammlung Nr. 1). Länge zur Breite = 2,83 : 1,20 mm. Länge des Primitivstreifengebietes = 1,83 mm. Ein Medianschnitt durch diese Area ist auf Tafel VI, Fig. 2, gezeichnet.

Fig. 3 Area von 7 Tagen 16 Stunden aus demselben Uterus wie die der Fig. 30 u. 31 der Tafel III und 1 u. 2 der Tafel IV (Sammlung Nr. 3). Länge zur Breite = 3,00 : 1,13 mm. Länge des Primitivstreifengebietes = 1,77 mm.

Fig. 4 Area von 7 Tagen 12 Stunden aus demselben Uterus wie die der Fig. 29, Tafel III (Sammlung Nr. 1). Länge zur Breite = 2,50 : 1,20 mm. Länge des Primitivstreifengebietes = 1,40 mm.

Fig. 5 Area von 7 Tagen 12 Stunden aus demselben Uterus wie die der Fig. 29 der Tafel III und 4 der Tafel IV (Sammlung Nr. 2). Länge zur Breite = 2,50 : 1,10 mm. Länge des Primitivstreifengebietes = 1,03 mm.

Fig. 6 Area von 7 Tagen 19 Stunden (Sammlung Nr. 4). Länge zur Breite = 2,33 : 1,33 mm. Länge des Primitivstreifengebietes = 1,35 mm.

Fig. 7 Area von 7 Tagen 19 Stunden aus demselben Uterus wie die der Fig. 6, Tafel IV (Sammlung Nr. 5). Länge zur Breite = 2,40 : 1,53 mm. Länge des Primitivstreifengebietes = 1,40 mm.

Fig. 8 Area von 7 Tagen 19 Stunden aus demselben Uterus wie die der Fig. 6 u. 7, Tafel IV (Sammlung Nr. 1). Länge zur Breite = 2,40 : 1,33 mm. Zwei Querschnitte durch diese Area sind auf Tafel VI, Fig. 4a u. 4b, gezeichnet.

Fig. 9 Area von 7 Tagen 19 Stunden aus demselben Uterus wie die der Fig. 6, 7 u. 8, Tafel IV (Sammlung Nr. 2). Länge zur Breite = 2,60 : 1,20 mm. Länge des Primitivstreifengebietes = 1,27 mm.

Fig. 10 Area von 8 Tagen (Sammlung Nr. 2). Länge zur Breite = 2,90 : 1,23 mm.

Fig. 11 Area von 7 Tagen 19 Stunden aus demselben Uterus wie die der Fig. 6, 7, 8 u. 9, Tafel IV (Sammlung Nr. 3). Länge zur Breite = 2,23 : 1,20 mm. Aus der Querschnittserie durch diese Area Fig. 5, Tafel VI. Erste Anlage eines Urwirbels.

Fig. 12 Area von 8 Tagen aus demselben Uterus wie die der Fig. 10 (Sammlung Nr. 1). Länge zur Breite = 3,10 : 1,10 mm (vorn), 0,90 mm in der Mitte und 1,20 mm hinten. Zwei vorn und hinten scharf begrenzte Urwirbel.

Fig. 13 Area von 8 Tagen aus demselben Uterus wie die der Fig. 10 u. 12 (Sammlung Nr. 4). Länge zur Breite = 3,00 : 1,10 mm (vordere Breite).

Zwei vorn und hinten scharf begrenzte Urwirbel; hinter dem zweiten ein dritter in Bildung begriffen. * Afterstelle, ** Allantoiswulst.

Fig. 14 Area von 8 Tagen aus demselben Uterus wie die der Fig. 10, 12 u. 13 (Sammlung Nr. 3). Länge zur Breite = 2,80 : 1,34 mm (vordere Breite). Hinter dem zweiten Urwirbel ein dritter in Bildung begriffen. * und ** wie Fig. 13.

Fig. 15 Area von 7 Tagen 20 Stunden (Sammlung: Totalpräparat). Länge = 2,50 mm. Drei vorn und hinten scharf begrenzte Urwirbel.

Fig. 16 Area von 7 Tagen 20 Stunden (Sammlung: Totalpräparat). Länge = 2,70 mm. Vier vorn und hinten scharf begrenzte Urwirbel.

Tafel V.

Schnitte durch Kaninchenkeimscheiben bei 300facher Vergrößerung. Die Vergrößerung beträgt also genau das Zehnfache derjenigen der auf den Tafeln III und IV gezeichneten Flächenbilder.

Fig. 1 Medianschnitt durch die Kaninchenarea der Fig. 1, Tafel III, von 6 Tagen 7 Stunden, und einer Länge und Breite von je 0,73 mm. Das Vorderende des Schnittes (a) ist nach links, das Hinterende (p) nach rechts gewendet.

Fig. 2 Querschnitt durch die Kaninchenarea der Fig. 3, Tafel III, von 6 Tagen 17 Stunden, einer Länge von 0,80 und einer Breite von 0,78 mm.

Fig. 3 Querschnitt durch die vordere Hälfte des Kaninchenarea der Fig. 9, Tafel III, von 6 Tagen 19 Stunden, einer Länge von 1,00 und einer Breite von 0,93 mm.

Fig. 4 Medianschnitt durch den Endwulst der Kaninchenarea der Fig. 14, Tafel III, von 6 Tagen 19 Stunden und einer Länge von 1,37 und Breite von 1,20 mm.

Fig. 5 Medianschnitt durch die Kaninchenarea der Fig. 16, Tafel III, von 6 Tagen 20 Stunden und einer Länge von 1,20 und Breite von 0,90 mm. Obwohl die Area etwas kleiner war als die, welcher der Schnitt der Fig. 4 entnommen ist, war sie doch weiter entwickelt.

Fig. 6 Zwei Querschnitte durch das Hinterende der Area der Fig. 17, Tafel III, von 6 Tagen 20 Stunden und einer Länge von 1,20 und Breite von 0,90 mm. Der Schnitt der Fig. 6a geht durch den Sichelknoten, der der Fig. 6b durch das Vorderende des vom Sichelknoten ausgehenden Primitivstreifenrudimentes.

Fig. 7 Medianschnitt durch die Area der Fig. 22, Tafel III, von 7 Tagen 3 Stunden, einer Länge von 1,23 und einer Breite von 0,93 mm. Das Vorderende ist nach rechts, das Hinterende nach links gewendet. Infolge des Umstandes, daß sich von dieser Area die Zona pellucida nicht entfernen ließ, ist dieselbe etwas gekrümmt (im Primitivstreifengebiet nach unten gebogen). Ein kleines Stück der Zona pellucida ist über dem Hinterende des Primitivstreifens mit gezeichnet, sonst ist sie weggelassen.

Fig. 8 Medianschnitt durch die Area der Fig. 27, Tafel III, von 7 Tagen 7 Stunden, einer Länge von 1,63 und einer Breite von 1,10 mm.

Tafel VI.

Schnitte durch Kaninchenkeimscheiben bei 300facher Vergrößerung. Die Vergrößerung beträgt also genau das Zehnfache derjenigen der auf den Tafeln III und IV gezeichneten Flächenbilder.

Fig. 1 Medianschnitt durch die Area der Fig. 31, Tafel III, von 7 Tagen 16 Stunden, einer Länge von 2,43 und einer Breite von 1,10 mm. Vom Primitivstreifengebiet ist nur der vorderste Teil mit dem Hensenschen Knoten, der auf dem Schnitte eine kleine Einsenkung trägt, gezeichnet. Der Kopffortsatz ist dagegen in seiner ganzen Länge gezeichnet.

Fig. 2 Medianschnitt durch die Area der Fig. 2, Tafel IV, von 7 Tagen 16 Stunden, einer Länge von 2,83 und einer Breite von 1,20 mm. Auch hier ist nur ein kleiner Teil des Primitivstreifengebietes gezeichnet. Vom Hensenschen Knoten zieht ein Kanal nach vorne unten. Der Kopffortsatz ist schon in großer Ausdehnung im Begriff, in die untere Keimschicht einverleibt zu werden.

Fig. 3 Sechs Querschnitte durch die Area der Fig. 29, Tafel III; 3a ist der 16. Schnitt hinter dem in Fig. 3b abgebildeten, der den Hensenschen Knoten trifft; 3b Schnitt durch den Hensenschen Knoten; 3c der vierte Schnitt vor dem der Fig. 3b; 3d der siebente Schnitt vor dem der Fig. 3c, also der elfte vor 3b; 3e der dritte Schnitt vor dem der Fig. 3d; er ist der hinterste Schnitt, der die Einverleibung des Kopffortsatzes und die untere Keimschicht zeigt; 3f der vierte Schnitt vor dem der Fig. 3e.

Fig. 4 Zwei Querschnitte durch die Area der Fig. 8, Tafel IV, von 7 Tagen 19 Stunden, einer Länge von 2,40 und einer Breite von 1,33 mm. Fig. 4a ist der 21. Schnitt vor dem Vorderende des Hensenschen Knotens. Fig. 4b ist der 31. Schnitt vor dem vordersten Schnitt, der den Hensenschen Knoten trifft. Er ist der 79. vom Vorderende der Area. Im ganzen gehen 110 Schnitte durch die Area zwischen Vorderrand und Hensenschen Knoten. Der Schnitt geht durch den hellsten Teil der Medullarrinne und trifft das Mesoderm dort, wo bald darauf der erste Urwirbel erscheint.

Fig. 5 Querschnitt durch die Area der Fig. 11, Tafel IV, von 7 Tagen 19 Stunden, einer Länge von 2,23 und einer Breite von 1,20 mm. Der Schnitt trifft den gerade in Bildung begriffenen ersten Urwirbel. Er liegt in derselben Querebene, wie der Schnitt der Fig. 4b. Er ist der 38. Schnitt vor dem Vorderende des Hensenschen Knotens, der 88. vom Vorderrande der Area. Zwischen diesem und dem ersten Schnitt, der den Hensenschen Knoten zeigt, liegen 126 Schnitte.

Tafel VII.

Schnitte durch Kaninchenkeimscheiben bei 300facher Vergrößerung. Die Vergrößerung beträgt also genau das Zehnfache derjenigen der auf den Tafeln III und IV gezeichneten Flächenbilder.

Fig. 1 Sechs Querschnitte durch eine Area von 7 Tagen 19 Stunden, mit einem vollkommen ausgebildeten Urwirbel, einer Länge von 2,90 und einer Breite von 0,97 mm. Fig. 1a der erste Schnitt vor dem Vorder-

ende des Hensenschen Knotens; Fig. 1b der dritte Schnitt vor demselben; Fig. 1c der sechste Schnitt vor demselben; Fig. 1d der neunte Schnitt vor demselben; Fig. 1e der 24. Schnitt vor demselben, ungefähr in der Mitte zwischen Hensenschem Knoten und erstem Urwirbel; Fig. 1f der 48. Schnitt vor dem Hensenschen Knoten. Der Schnitt geht durch den ersten Urwirbel. Die Medullarrinne ist jetzt, nach der Streckung der Area, in dieser Gegend schmal. Der Abstand zwischen Hensenschem Knoten und erstem Urwirbel ist gewachsen.

Fig. 2 Drei Querschnitte durch eine Area von 8 Tagen. Zwei gut ausgebildete, vorn und hinten scharf begrenzte Urwirbel. Länge der Area 2,87, Breite 1,10 mm. Fig. 2a: der Schnitt geht durch das Vorderende des Hensenschen Knotens und ist, von hinten an gerechnet, der letzte, der noch eine Verbindung der äußeren Zellschicht mit der Chordadarmplatte zeigt; Fig. 2b der zehnte Schnitt vor dem Vorderende des Hensenschen Knotens. Mitose in der unteren Keimschicht ganz links; Fig. 2c der 66. Schnitt vor dem Vorderende des Hensenschen Knotens. Der Schnitt geht durch die Mitte des ersten Urwirbels. Der Abstand zwischen Hensenschem Knoten und erstem Urwirbel ist abermals gewachsen.

Fig. 3 Querschnitt durch eine Area von 8 Tagen 12 Stunden. Drei vorn und hinten scharf begrenzte Urwirbel; hinter dem dritten ein vierter in Bildung begriffen. Der Schnitt geht durch das Vorderende des ersten Urwirbels. Er ist der 88. vor dem Vorderende des Hensenschen Knotens. Etwa der 78. bis 80. Schnitt trifft die Mitte des ersten Urwirbels. Es hat also die Entfernung des ersten Urwirbels vom Hensenschen Knoten noch weiter zugenommen.

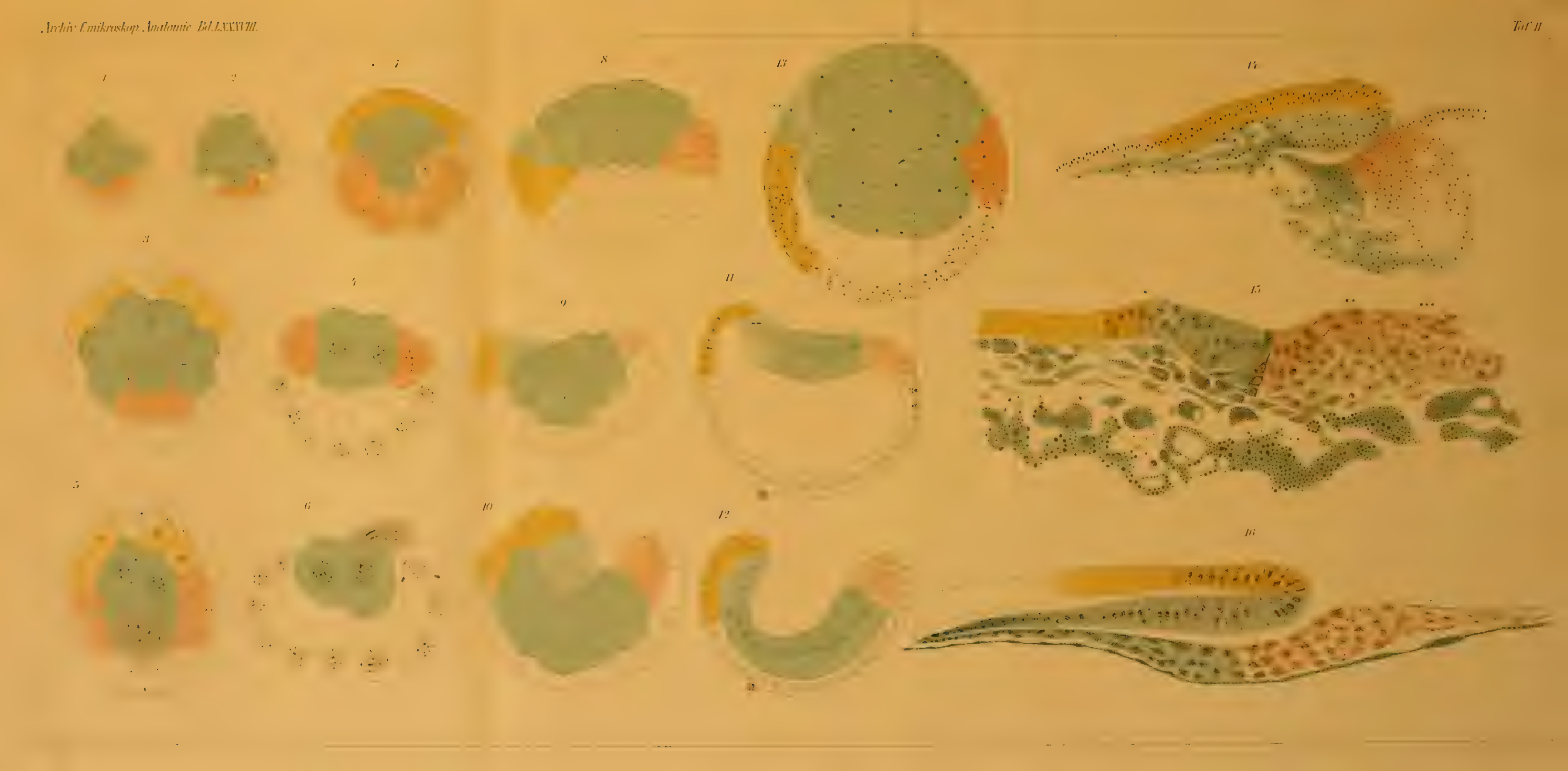
Fig. 4 Zwei Querschnitte durch eine Area von 8 Tagen 22 Stunden. Sechs bis sieben Urwirbel, davon sechs vorn und hinten scharf begrenzt, hinter dem sechsten ein siebenter in Bildung begriffen. Fig. 4a: der Schnitt ist der 34. vor dem Vorderende des Hensenschen Knotens, der 33. hinter dem letzten Urwirbel; er geht also in der Mitte zwischen erstem Urwirbel und Vorderende des Primitivstreifengebietes durch; Fig. 4b: der Schnitt geht durch den ersten Urwirbel; Fig. 4c: der Schnitt geht vor der Urwirbelregion in der Höhe der paarigen Herzanlage durch die Area.

Fig. 5 Drei Querschnitte durch eine Area (einen Embryo) von 8 Tagen 12 Stunden. Acht gut begrenzte Urwirbel. Fig. 5a: der Schnitt geht hinter dem letzten Urwirbel, vor dem Primitivstreifen, durch den Embryo. Er ist der 45. vor dem Primitivstreifengebiet (dem Vorderende des Hensenschen Knotens), ungefähr der 30. hinter dem letzten Urwirbel; Fig. 5b: Schnitt durch den ersten Urwirbel; Fig. 5c: Schnitt vor der Urwirbelregion, dicht hinter der vorderen Darmpforte.

Fig. 6 Drei Querschnitte durch eine Area (einen Embryo) von zwölf Urwirbeln. Fig. 6a: Schnitt dicht hinter dem letzten Urwirbel; Fig. 6b: Schnitt durch den ersten Urwirbel; Fig. 6c: der Schnitt geht vor der Urwirbelregion durch den Embryo und trifft die Mitte der noch sehr flachen Gehörgrube und das Herz; beide fallen außerhalb des gezeichneten Teiles des Schnittes.






1
2
7
8
13
14
3
4
9
11
15
5
6
10
12
16













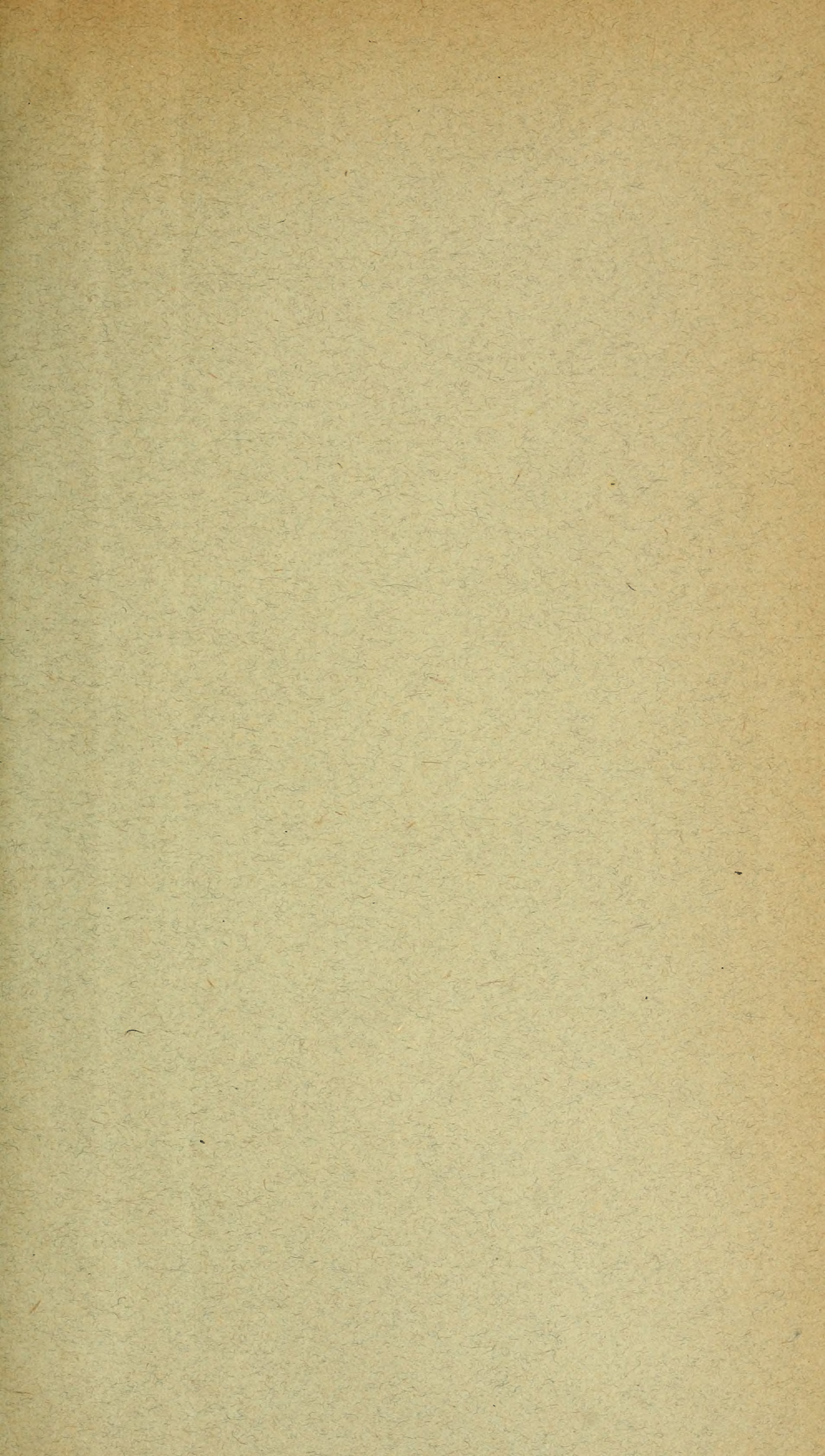



1
2
3a
3b
3c
3d
3e
3f
4a
4b
5












MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 02663

